ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

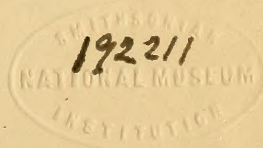
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XX

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MEDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1904





CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES HYDROÏDES

(MULTIPLICATION, RÉGÉNÉRATION, GREFFES, VARIATIONS)

Par ARMAND BILLARD,

Agrégé de l'Université,
Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

INTRODUCTION

La plupart des Hydroïdes forment des colonies offrant le même aspect que les plantes; aussi Cuvier les rangeait-il parmi les animaux-plantes ou Zoophytes. Comme les plantes, ces colonies se développent par bourgeonnement. Plusieurs auteurs, WEISSMANN ['**83**] (1), DRIESCH ['**90**, '**90** *a*, '**91**, '**91** *a*], HARTLAUB ['**97**], ont étudié l' « architectonique » ou, comme l'on dit encore, la « tectologie » (HÆCKEL ['**66**]) et la loi de croissance de différentes espèces d'Hydroïdes. Ils ont ainsi trouvé chez ces animaux inférieurs certains modes de ramification des végétaux : chez les Gymnosblastiques, la ramification est comparable à une grappe; chez les Calyptoblastiques, c'est un sympode hélicoïde ou scorpioïde.

Le bourgeonnement des Hydroïdes est un mode de multi-

(1) Les chiffres placés entre crochets renvoient à l'index bibliographique (p. 237), établi d'après l'ordre alphabétique ; ces chiffres représentent la date du mémoire, la première partie du millésime étant remplacée par une apostrophe (') pour 18 et par deux points (:) pour 19.

plication ; c'est, en effet, grâce à ce bourgeonnement que les différentes unités composant une colonie augmentent en nombre. Ces faits sont connus. On sait aussi que l'hydrorhize peut donner naissance en différents points à de nouvelles colonies.

Dans ce travail, je laisserai de côté ces cas de multiplication et j'envisagerai ceux qui résultent de la formation sur la colonie de rameaux spéciaux.

Dès l'abord, il y a lieu de distinguer deux cas : dans le premier, certains rameaux s'allongent plus ou moins sans former d'hydranthe à leur extrémité ; ils restent en continuité avec la colonie qui leur a donné naissance ; ils sont susceptibles de se fixer sur un support et de se transformer en un stolon sur lequel naîtront de nouvelles colonies. A ces rameaux j'ai donné le nom de *rameaux stoloniques* [: **01** *c*] (*stolonisirter Zweig* de HARTLAUB [: **00**]). A la formation de ces rameaux stoloniques et à leur transformation en stolons après fixation j'ai donné le nom de *stolonisation* [: **01** *c*], empruntant ce terme à une note de GIARD [**'98**], mais en l'employant dans un sens différent. Cet auteur, en effet, entend par stolonisation la faculté que possèdent certaines espèces tant végétales qu'animales (*Circinalium concrescens* Giard, *Perophora Listeri* Wiegm., *Bowerbankia, Campanularia caliculata* Hcks.) de prolonger leurs stolons en longs filaments en dehors du substratum, sous l'influence de l'eau courante. Lorsque le *Campanularia caliculata* est soustrait à l'action du courant et placé dans un cristallisoir, ces stolons se fixent sur le verre et bourgeonnent de nouveaux hydranthes. GIARD donne aussi à ce phénomène d'allongement des stolons le nom de *rhizomanie*, qu'on pourrait lui attribuer exclusivement, en réservant le nom de stolonisation aux phénomènes que j'aborde dans ce travail.

Dans le deuxième cas, les rameaux particuliers (*rameaux propagulaires*) se détachent plus ou moins tardivement de la colonie mère et ces parties séparées que j'ai appelées *propa-*

gules [: **01** *b*] sont entraînées par les courants et sont destinées à donner naissance à de nouvelles colonies. Ce sont des agents de dissémination de l'espèce. A ce phénomène j'ai appliqué le nom de *scissiparité* [: **01** *b*], mais il s'agit là d'une scissiparité secondaire, comme on le verra plus loin.

La production, soit de stolons, soit d'hydranthes, par des parties détachées d'une colonie, n'étant en somme qu'un procédé de multiplication, la *régénération* fera l'objet d'un chapitre spécial et dans cette étude j'ai eu surtout en vue la régénération des espèces stolonipares et scissipares.

J'ajouterai que l'étude morphologique et biologique de la stolonisation, de la scissiparité et de la régénération est suivie de l'étude histologique de ces différents phénomènes.

J'ai consacré un chapitre à l'étude des greffes entre espèces identiques (homoplastiques) ou entre espèces différentes (hétéroplastiques).

Enfin ce travail sera complété par une liste des Hydroïdes récoltés à Saint-Vaast, et pour certaines espèces j'ai étudié les variations qu'on pouvait rencontrer et les modifications dans la ramification provenant de la régénération de parties accidentellement détachées, soit par l'intervention d'un animal, soit par une action mécanique.

J'adresse un témoignage de particulière reconnaissance à mon Maître, M. E. Perrier, Directeur du Muséum, qui m'a indiqué les Hydroïdes de Saint-Vaast comme sujet d'étude, et je le prie d'accepter l'expression de ma sincère gratitude pour les conseils éclairés qu'il n'a cessé de me prodiguer. Je le remercie également des facilités de travail qu'il m'a accordées dans son laboratoire de Malacologie du Muséum où ces recherches ont été commencées, ainsi que dans le laboratoire maritime de Saint-Vaast où j'ai reçu la plus large hospitalité.

Ce travail a été terminé à la Faculté des sciences de Paris (Enseignement du P. C. N.), et ce m'est un devoir bien agréable de présenter mes sincères remerciements à M. R.

Perrier, Professeur du Cours de Zoologie, qui a toujours été très bienveillant pour moi et a mis à ma disposition toutes les ressources de son laboratoire. Grâce à son autorisation, j'ai pu installer dans une des salles un petit aquarium d'eau de mer, ce qui m'a permis de compléter les observations faites au bord de la mer et de mener à bien les essais de régénération que je décris plus loin.

MM. les Professeurs Giard et Henneguy ont bien voulu me donner quelques conseils. Je les prie de croire à ma vive gratitude.

Je remercie sincèrement M. Joubin, qui a succédé à M. E. Perrier dans la chaire de Malacologie au Muséum et qui m'a accueilli avec bienveillance dans son laboratoire.

M. Gravier, Assistant de la Chaire de Malacologie, m'a souvent donné de précieux encouragements. Je lui en suis particulièrement reconnaissant.

J'adresse de même mes remerciements à M. G. Bertrand, de l'Institut Pasteur, qui a été pour moi un guide compétent et très accueillant dans une question de chimie biologique.

Je remercie également M. Malard, Chef des travaux scientifiques du laboratoire maritime de Saint-Vaast, pour son obligeance envers moi et son empressement à récolter et à m'envoyer des animaux dans des conditions telles qu'ils m'arrivaient vivants à Paris.

Je ne veux pas terminer cette introduction sans adresser à mon premier maître, M. A. Schneider, Professeur à la Faculté des sciences de Poitiers, un témoignage de profonde reconnaissance, car je n'oublie pas que c'est grâce à ses excellentes leçons que j'ai acquis le goût des sciences naturelles. Ses conseils m'ont été très précieux pendant les deux ans que je fus son préparateur.

MÉTHODES GÉNÉRALES

Pour étudier en détail les phénomènes qui font l'objet de ce travail, il fallait assurer le plus longtemps possible la conservation des animaux en expérience. Dans ce but, j'ai employé différents moyens. Un d'entre eux m'a donné les meilleurs résultats et il est bien supérieur à la conservation dans des cristallisoirs, même à grande surface d'aération, ou

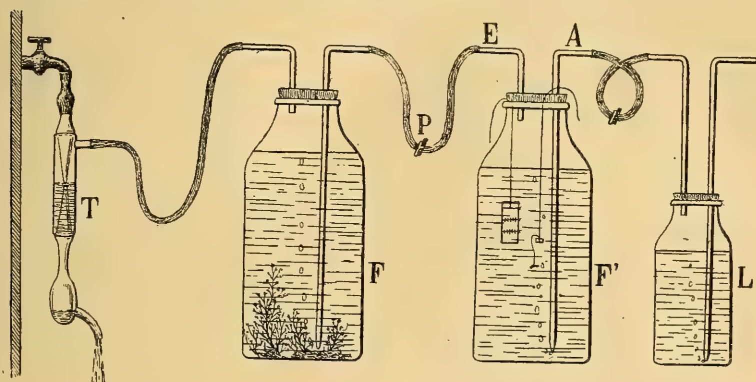


Fig. 1. — Appareil employé pour la conservation des Hydroïdes. — F et F', flacons de conservation ; L, flacon laveur ; T, trompe ; A, tube d'arrivée de l'air ; E, tube de sortie.

dans de petits vases plats. Ce procédé, dont le principe a été appliqué par différents naturalistes, consiste à faire barboter de l'air dans les flacons renfermant les animaux en expérience. Il m'a été indiqué par M. le Dr Bounhiol, à qui j'exprime toute ma reconnaissance pour ce précieux renseignement.

Voici le dispositif que j'ai utilisé au laboratoire de zoologie de la Faculté des sciences (P. C. N.). Les animaux en observation, ou à conserver pour des observations ultérieures, sont placés dans des bocaux de 5 à 6 litres (modèle Lacaze-Duthiers) (fig. 1, F et F′) fermés hermétiquement par un bouchon paraffiné, et de plus luté à la

paraffine. Le bouchon est percé de deux trous traversés chacun par un tube coudé, l'un (A) effilé à son extrémité et arrivant presque au fond du bocal, l'autre (E) dépassant légèrement la surface inférieure du bouchon ; tous ces bocaux sont disposés en série, les tubes de verre étant reliés par des tubes de caoutchouc. Le dernier flacon est un flacon laveur (L) à moitié plein d'eau de mer. Ce flacon a un double rôle, d'abord de débarrasser l'air, pris à l'extérieur, de ses poussières et de ses germes d'organismes; ensuite d'empêcher la concentration de l'eau de mer du dernier bocal, en chargeant d'humidité l'air aspiré. De plus, le tube de prise d'air peut être muni à son extrémité d'un tampon d'ouate qui arrête aussi les poussières de l'atmosphère. Le premier bocal est mis en communication avec une trompe à eau (T) qui détermine l'aspiration de l'air. L'air passe ainsi bulle à bulle à travers tous les flacons. De cette façon l'eau est parfaitement aérée et de plus brassée par le passage continuel de bulles d'air, lequel peut être d'ailleurs réglé à l'aide de pinces à vis (P) serrant plus ou moins les caoutchoucs qui unissent les différents bocaux.

Grâce à cette méthode, les conditions dans lesquelles se trouvent placés les animaux se rapprochent de celles où ils vivent dans la nature, les Hydroïdes littoraux auxquels je me suis adressé se trouvant dans une eau très aérée et continuellement agitée.

On peut de cette façon conserver des animaux en parfait état pendant longtemps sans avoir besoin de changer l'eau de mer, ce qui est un avantage sérieux lorsqu'on n'a à sa disposition qu'une quantité limitée de cette eau.

Pour déterminer l'aspiration de l'air, on peut se servir d'une trompe de Wurtz. J'ai utilisé une trompe qui produisait à la fois l'aspiration et le refoulement de l'air. L'air refoulé servait à aérer l'eau d'un cristallissoir dans lequel je conservais aussi des Hydroïdes.

Ce procédé a cependant un inconvénient, c'est qu'il nécessite beaucoup d'eau pour alimenter la trompe; aussi

ne saurait-il servir dans les endroits où l'on ne dispose que d'une faible quantité d'eau sous une faible pression, mais dans ce cas on peut déterminer l'aspiration à l'aide de l'aspirateur décrit par Bounhiol [: 02] dans son travail sur la respiration des Annélides polychètes.

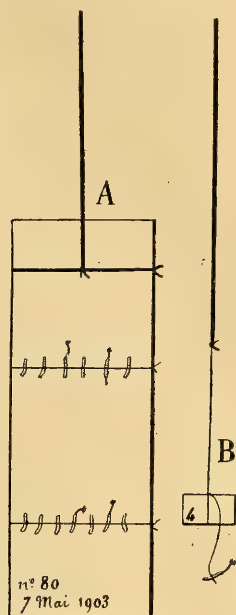


Fig. 2. — A, plaque garnie de segments en voie de régénération ; B, segment suspendu à l'extrémité d'un fil de soie très fin auquel est attachée une petite plaque de verre numérotée.

Pour étudier facilement le développement des stolons, je maintiens appliqués les animaux en expérience à l'aide de fils de soie peu serrés contre des plaques de verre de 45 millimètres sur 80 millimètres ou contre des lames couvre-objet de 26 millimètres sur 76 millimètres, lorsqu'il s'agit de petites espèces.

J'ai également employé ce procédé pour maintenir les segments de colonies dont j'étudiais la régénération (fig. 2, A) et en comptant les segments toujours dans le même sens, de haut en bas et de gauche à droite par exemple, il était facile de repérer chaque segment et d'en étudier séparément le développement sans crainte de confusion. Le fil de soie étant peu serré, assez cependant pour maintenir une colonie ou un segment de colonie, ne blesse pas le cœnosarque à l'endroit où il s'applique et le courant interne se fait librement, comme j'ai pu maintes fois le vérifier. Les plaques de verre ainsi garnies sont suspendues dans les bocaux à l'aide d'un fil maintenu par la paraffine servant à luter le bouchon. Les lames de verre sont numérotées et datées à l'aide d'une encre spécialement préparée pour écrire sur verre (*Glasschreibtinte* de Grübler). Cette encre ne reste cependant pas absolument inaltérée dans l'eau de mer, mais les traits persistent pourvu qu'on évite de les frotter.

Ce procédé présente un double avantage : d'abord on peut facilement suivre sous le microscope le développement des stolons ou des segments en voie de régénération, en plaçant les lames de verre dans un vase plat (boîte de Pétri) avec une faible quantité d'eau de mer ; ensuite, grâce au numérotage des plaques et à la position fixe des objets en expérience, on retrouve facilement l'objet considéré.

Lorsque j'avais affaire à des espèces que je désirais fixer, pour des études histologiques, après développement, j'employais, sur les conseils de M. E. Perrier, des lames collodionnées.

Le collodion que j'utilisais était du collodion pharmaceutique légèrement riciné qui se rétracte moins. Cependant je n'arrivais pas à l'empêcher de se détacher des lames, ce qui ne présentait d'ailleurs aucun inconvénient, ce collodion étant maintenu par les fils d'attache.

Lorsque je voulais éviter l'action possible du support dans les régénérations, j'attachais les segments d'Hydroïdes à l'aide de fils de soie très fins qui portaient aussi une petite plaque de verre avec un numéro d'ordre (fig. 2, B). De cette façon le segment était baigné de tous côtés par l'eau ; un segment ainsi attaché est représenté dans le flacon F′ (fig. 1) et à côté, on voit une lame de verre contre laquelle sont maintenus des segments en expérience.

J'ajouterai que les colonies que je me suis fait adresser de Saint-Vaast à Paris étaient placées pour l'envoi dans de larges tubes avec des algues vertes et des morceaux d'éponges imbibées d'eau de mer. Dans ces conditions, pourvu que le temps ne fût pas trop chaud, les animaux arrivaient en assez bon état de conservation ; toutefois les hydranthes étaient rétractés et morts pour la plupart, mais le cœnosarque restait bien vivant et au bout de deux jours les colonies étaient de nouveau pourvues de leurs hydranthes.

Technique histologique. — Pour la fixation j'ai employé différents liquides : l'alcool absolu, le sublimé à 5 p. 100

d'acide acétique, le sublimé en solution concentrée et froide, le mélange de Flemming (mélange fort), le liquide de Lindsay. Les coupes en séries faites soit au 1/150, soit au 1/300 à l'aide du microtome Minot, collées sur lames par de l'eau légèrement albuminée, ont été colorées par les colorants les plus divers.

TERMINOLOGIE

Il est nécessaire, dans un travail de ce genre, de préciser dès le début les termes spéciaux qui seront employés, afin de ne laisser prise à aucune ambiguïté, surtout lorsque les mêmes termes sont pris par différents auteurs dans des acceptions quelque peu différentes. J'emploierai la plus grande partie des termes définis par ALLMAN [**'72**], au début de sa belle monographie sur les Hydroïdes gymnoblastiques; je me dispenserai donc de les définir de nouveau puisqu'ils ont été universellement admis par tous les auteurs. Ce sont les suivants : *ectoderme*, *endoderme*, *cœnosarque*, *périsarque*, *trophosome*, *gonosome*, *hypostome*, *hydrothèque*, *hydrophyton*, *hydrorhize*.

On peut considérer, avec E. PERRIER, la colonie d'Hydroïdes comme formant un seul individu (*hydrodème*). Pour les différentes unités ou *mérides*, je me servirai des dénominations employées par cet auteur dans son Traité de Zoologie.

Les différents *mérides* constituant l'hydrodème reçoivent le nom d'*hydromérides*. L'hydroméride (*zooïde* d'ALLMAN) nourricier sera le *gastroméride*. Comme WEISSMANN [**'83**] l'a fait le premier, on peut distinguer dans ce dernier deux parties, la tête et le pédoncule. A la première, qui correspond à l'hydranthe d'ALLMAN, je conserverai ce nom. Quant au pédoncule qui est une partie de l'hydrocaule, je lui donnerai le nom d'*hydranthophore*. L'hydrocaule sera par conséquent restreinte à toute la partie de l'hydrophyton qui se trouve entre l'hydrorhize et les gastromérides définis comme ci-dessus. Chez les Hydroïdes calyptoblastiques on peut donner

aux calices chitineux qui logent les gastromérides, le nom de *gastrothèques*, mais je leur conserverai le nom d'*hydrothèques* qui est plus généralement employé.

Les mérides défenseurs seront les *dactylomérides*; ALLMAN les a appelés *spiralzooids* [**'72**], chez l'*Hydractina echinata*, et *claspers* chez le *Myriothela phrygia* [**'75**]. Le terme *dactyloméride* est synonyme de *sarcostyle* de HINCKS [**'72** *a*]; le calice qui entoure le dactyloméride doit porter le nom de *dactylothèque* (*sarcothèque* de HINCKS [**'72** *a*], *nématophore* (1) de la plupart des auteurs).

Les mérides sexués seront les *gamomérides*, synonymes de *sporosacs*; ils peuvent être portés par des hydromérides de forme spéciale appelés *gonomérides*, en raison de leurs fonctions. Ces derniers sont les *blastostyles* d'ALLMAN.

E. PERRIER donne le nom de *gamozoïdes* à la méduse qui est la forme sexuée d'un grand nombre d'Hydroïdes et il la considère comme résultant de la coalescence d'un gastroméride central et d'un verticille de dactylomérides.

Chez les Calyptoblastiques l'appareil reproducteur est très compliqué. Extérieurement il comprend d'abord une poche formée par le périsarque et à laquelle ALLMAN [**'72**] a donné le nom de *gonange*; ensuite le *gubernaculum*, enveloppe qui entoure les bourgeons sexués; enfin les mérides sexués ou les méduses et le support des bourgeons sexués. Je désignerai cet ensemble sous le nom de *gonoclade* avec E. PERRIER; c'est le *gonange* de beaucoup d'auteurs qui ont appliqué au tout, le nom réservé par ALLMAN à une partie, donnant le nom de *gonothèque* à la capsule de périsarque.

Enfin, la corbule des *Aglaophenia* sera appelée *phylactocarpe*.

(1) Le nom de *nématophore* a été créé par BUSK (*Hunterian Lectures*, manuscrit. Londres, 1851) pour désigner à la fois le dactyloméride et la dactylothèque.

Tableau de comparaison des termes employés avec ceux des auteurs.

TERMINOLOGIE USITÉE DANS CE MÉMOIRE.	TERMINOLOGIE DES AUTEURS.
Hydrodème	Colonie d'Hydroïdes. Hydrosome d'Allman. Hydraire. Stock des auteurs allemands.
Hydroméride	Zooïde d'Allman.
Gastroméride	Hydranthe *s. latu* (Weissmann).
Hydranthe	Hydranthe d'Allman.
Hydranthophore	Pédoncule de l'hydranthe (Hydranthenstiel des auteurs allemands).
Dactyloméride	Spiralzooid d'Allman. Clasper (*Myriothela*) d'Allman. Sarcostyle de Hincks (employé par beaucoup d'auteurs).
Dactylothèque	Nématophore de beaucoup d'auteurs. Sarcothèque — Némathothèque —
Cnidoblaste	Nématoblaste.
Gamoméride	Sporosac d'Allman.
Gonoméride	Blastostyle d'Allman.
Gamozoïde	Méduse.
Gonoclade	Gonange de beaucoup d'auteurs.
Gonange (*seu* Gonothèque)	Gonange d'Allman.
Phylactocarpe	Corbule.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

STOLONISATION

HISTORIQUE

Le phénomène de la stolonisation, tel que je l'ai défini (p. 2), peut être considéré comme un cas particulier de l'*hétéromorphose* de Loeb ['**91**]. Cet auteur, en effet, entend par ce nom (p. 10) un phénomène par lequel, chez un animal, se développe, à la place d'un organe, un autre organe morphologiquement et physiologiquement différent (1). L'auteur n'a en vue que le remplacement d'un organe par un autre, après l'ablation du premier (*hétéromorphose expérimentale*), car il oppose à l'*hétéromorphose* la *régénération*, par laquelle un organe enlevé est remplacé par un organe identique (2). Mais sa définition de l'hétéromorphose s'applique aussi au cas où, à la place de l'organe qui devrait naître, sans qu'il y ait eu mutilation, en apparaît un autre dans les conditions naturelles. C'est ce qui se produit dans la stolonisation, qui peut alors se comprendre comme une *hétéromorphose naturelle*. C'est avec ce double sens que Driesch ['**92**] a compris le nom d'*hétéromorphose*, car il parle d'hétéromorphose sans opération, sans changement d'état physiolo-

(1) Die Erscheinung, dass bei einem Thier an der Stelle eines Organs ein nach Form und Lebenserscheinungen typisch anderes Organs wächst, bezeichne ich als Heteromorphose.

(2) Unter Regeneration verstehe ich den Wiederersatz eines verlorenen Organs durch ein mit den verlorenen identisches Organs.

gique, mais par influence mécanique connue ou inconnue (1). Il signale des cas d'hétéromorphose naturelle dans les genres *Gonothyræa, Obelia, Plumularia* où des stolons naissaient sur les tiges sans rapport avec la direction de la pesanteur.

Dans le même travail, Driesch cite aussi une espèce de *Sertularella* non déterminée qui avait formé des stolons négativement géotropiques. Dans un autre mémoire, Driesch ['**90** *b*] signale chez le *Sertularella polyzonias* L., la formation de stolons à la place des hydranthes normaux; ces stolons sont d'abord positivement héliotropiques, et, après la formation de stolons filles, négativement héliotropiques.

Loeb ['**92**] signale aussi des cas d'hétéromorphose sans mutilation. Une Antennulaire (p. 11), placée obliquement ou recourbée sur elle-même, avait produit des stolons sur la face inférieure et des tiges sur la face supérieure. Le dessin de Loeb ne montre pas comment naissaient ces formations et peut-être s'agit-il de stolons ou d'hydrocaules nés après rupture acccidentelle d'hydroclades. Loeb ['**92**] a aussi remarqué chez un *Gonothyræa* (p. 74) conservé dans un bac la transformation des tiges en stolons sans qu'il y ait eu mutilation.

Le premier qui signale ce genre d'hétéromorphose est Dalyell ['**47**], chez une espèce qu'il appelle *Campanularia dichotoma*, laquelle est sans doute l'*Obelia longissima* Pall., car la méduse, dit-il, a environ vingt-trois tentacules. Cet auteur observa que l'extrémité de certaines branches s'allonge, se fixe sur les parois des vases et développe des « épines », au sommet desquelles se forme un hydranthe au bout de quarante-huit heures.

Van Beneden ['**67**] observa également la stolonisation. Il donna à l'espèce qu'il étudia le nom de *Campanularia*

(1) Wir sind nummehr in das Gebiet derjenigen Fälle geraten, in denen Loeb, wie auch seinerzeit ich « Heteromorphose » (d. h. eines anormales Weiterwachsen) ohne Operation, also ohne physiologische Art der Zustandsveränderung, sondern durch mecanische (bekannte oder unbekannte) Methode der Zustandsbeeinflussung erzielte.

dichotoma ; il est probable qu'il s'agit là de l'*Obelia dichotoma* L. Voici comment s'exprime cet auteur : « Nous avons vu deux colonies, l'une mâle, l'autre femelle, placées dans deux aquariums différents projeter du bout des branches des jets semblables à des stolons et qui donnent à la colonie un aspect chevelu. Il y a des jets du tiers de la longueur de la colonie sans aucune ramification. Là, où ces jets atteignent un corps solide, même le verre, ils s'attachent et semblent *vouloir former de nouvelles colonies indépendantes de la colonie mère.* » On voit par là que cet auteur a entrevu le rôle multiplicateur de ces rejets.

Un peu plus tard, Allman [**'72**] (p. 132), qui n'a pas eu connaissance de l'observation de van Beneden, rapporte qu'il a vu, chez l'*Obelia dichotoma*, la formation de branches adventives qui s'accroissent très rapidement. D'après le dessin qu'il donne, on reconnaît qu'on a affaire à des rameaux stoloniques. Tout récemment Cerfontaine [**:02**] a obtenu des faits de ce genre chez le *Pennaria Cavolinii* Ehrbg. (Pl. VIII, fig. 11).

Mais tous ces auteurs ont observé des stolons sur des espèces conservées dans des aquariums où les conditions de vie, quoi qu'on fasse, diffèrent des conditions naturelles, et on pouvait accuser les conditions défavorables de provoquer de telles transformations. Aussi ces observations, tout en étant intéressantes, ne pouvaient pas montrer quel rôle joue la formation des stolons dans la multiplication des Hydroïdes. Le premier qui ait bien mis ce phénomène en lumière, c'est Nutting [**'95**] ; il observa qu'à l'état de nature certains hydroclades du *Plumularia pinnata* L. sont terminés par des « appendices minces et claviformes » susceptibles de se fixer sur les parois du vase dans lequel on conserve les hydrodèmes. Sur ces stolons ainsi fixés naissent de petites colonies qui peuvent atteindre une taille assez considérable et s'affranchir au bout d'un certain temps de la colonie mère. Il donne à ce phénomène le nom de « *stoloniferous reproduction* ». Il observa aussi la formation de

rameaux stoloniques chez une espèce d'*Aglaophenia*; mais, bien que ces rameaux se fussent fixés sur les parois du vase, NUTTING n'obtint pas le développement de nouvelles colonies.

CAMPENHAUSEN ['**97**] indique qu'un certain nombre d'Hydroïdes étudiés par lui présentent des prolongements en forme de vrilles. Il observa même qu'un des prolongements en forme de vrille du *Calyptothujaria Clarkii* Markt. s'était fixé et avait développé une petite colonie. S'appuyant sur cette observation, il admet que le rôle de ces prolongements est double : ils servent d'abord, comme les racines aériennes des plantes, à assurer une meilleure fixation de la colonie, et ensuite ils sont destinés à la multiplication asexuée, comme les rejets des plantes.

HARTLAUB [**:00**] signale la stolonisation (*Rhizombildung*) chez différentes espèces de *Sertularella*, et arrive aux mêmes conclusions que CAMPENHAUSEN qu'il ne cite cependant pas.

VAN BENEDEN ['**44**] fut aussi le premier qui observa sur différentes espèces la présence de rameaux particuliers, lesquels ne sont autres que des rameaux stoloniques, mais il ne préjuge rien sur leur rôle. Dès 1844, il figure chez le *Bougainvillia ramosa* des « bourgeons longs en lanière ». Plus tard, ce même auteur ['**67**] signale chez le *Syncoryne Johnstonii* Bened. « des tiges droites et longues », et les figure aussi chez le *Syncoryne Lovenii* Bened.

HAMANN ['**82**] signale également chez le *Bougainvillia fruticosa* Allm. des « organes en forme de vrille » qu'il compare à ceux du *Campanularia angulata* Hcks, et qu'il considère comme des rameaux au sommet desquels, pour une cause quelconque, un hydranthe ne s'est pas produit.

THORNELY ['**94**] a vu des rameaux allongés sans hydranthes chez l'*Obelia geniculata* L. et les assimile aux prolongements du *Campanularia angulata*.

Enfin HINCKS ['**68**] indique la présence chez différentes espèces de *Diphasia* de prolongements en forme de vrille dont il n'explique pas le rôle, mais qu'on est en droit cependant d'assimiler à des rameaux stoloniques.

OBSERVATIONS

Obelia dichotoma L. — C'est chez l'*Obelia dichotoma* (1) que le phénomène de la stolonisation se montre avec le plus de netteté et que les stolons se développent le plus rapidement en donnant naissance à de jeunes hydrodèmes. Cette espèce présente aussi l'avantage d'être très commune à Saint-Vaast. Aussi est-ce par l'étude de la stolonisation chez l'*O. dichotoma* que je commencerai, car cette étude une fois faite, on ne peut douter que la stolonisation ne soit un mode de multiplication de l'espèce, et l'on n'a qu'à étendre cette conception à toutes les espèces qui présentent des rameaux stoloniques. Même lorsqu'on n'a pas observé la fixation de ces rameaux et le développement de jeunes hydrodèmes sur les stolons, on est autorisé, par comparaison avec ce qui se passe chez différents Hydroïdes, à admettre que les choses doivent se passer ainsi dans l'état de nature. D'ailleurs, les exemples ne manqueront pas pour appuyer cette manière de voir.

Lorsqu'on examine une colonie d'*Obelia dichotoma* qui vient d'être récoltée, on voit que certains rameaux présentent des prolongements plus ou moins longs (Pl. I, fig. 1, *r.s.*) naissant, comme un gastroméride, immédiatement au-dessous de la partie supérieure annelée de l'hydranthophore. Ce prolongement est un *rameau stolonique*.

Le périsarque montre, en général, à sa base deux ou trois renflements annelés, et il est lisse ou irrégulièrement plissé sur la plus grande partie de sa longueur. De même que dans l'hydrocaule, le cœnosarque n'occupe pas toute la largeur du tube périsarcal, sauf à l'extrémité où le périsarque est d'ailleurs très mince.

(1) Dans une de mes notes [: **01** *c*] j'avais fait, par erreur, de cette espèce une espèce nouvelle, l'*O. rhunicola* (Voy. p. 170).

Si l'extrémité du rameau est mise en contact avec un corps solide, avec une plaque de verre, par exemple, il s'y fixe avec facilité, probablement par suite du produit de sécrétion qui, d'abord mou et visqueux, formera le périsarque en durcissant. Au bout d'une demi-heure, la fixation est assez complète pour qu'on ne puisse détacher le stolon sans risquer de le rompre. Ce stolon ainsi fixé s'allonge; c'est le *stolon principal* (Pl. I, fig. 2, *st. p.*). Dès le lendemain on aperçoit des bourgeons; le premier bourgeon qui se forme est en général un bourgeon de gastroméride ($b. g_1$); il naît sur la face supérieure du stolon et se dresse perpendiculairement au support. Il est annelé à sa base. Mais presque aussitôt apparaissent, dans le voisinage immédiat de ce premier bourgeon, des stolons latéraux (*st. l.*) qui sont lisses et se fixent contre la lame de verre.

La distance qui sépare le premier bourgeon du point d'origine du rameau stolonique transformé en stolon est variable et cela se conçoit facilement, car la fixation du rameau stolonique par son extrémité peut être plus ou moins tardive, ce qui a permis un allongement plus ou moins grand de ce rameau. J'ai mesuré cette distance et, pour les onze mesures faites, cette longueur variait entre $2^{mm},75$ et 9 millimètres.

Le stolon fixé s'allonge plus ou moins rapidement; la rapidité d'accroissement dépend dans une certaine mesure des conditions externes, en particulier de la température; mais cet allongement dépend surtout des conditions internes et un stolon qui recevra une nourriture abondante de la part de l'hydrodème qui lui a donné naissance s'allongera évidemment plus vite qu'un autre qui recevrait peu de matières nutritives. C'est ce qui explique pourquoi les stolons placés dans des conditions externes identiques, mais dépendant de colonies ou de parties de colonies affaiblies, s'allongent moins vite que ceux qui proviennent de colonies vigoureuses. J'ai observé des accroissements qui variaient de 2 à 9 millimètres par vingt-quatre heures, à la température moyenne de 18° environ.

La direction que prend le stolon reste en général dans le prolongement du rameau stolonique ou de la première portion fixée, mais des obstacles peuvent le faire dévier ; par exemple la rencontre d'un autre stolon dirigé obliquement ou perpendiculairement à lui. Dans ce cas, il peut alors arriver que le stolon rencontrant se détourne de sa marche et suive la direction du stolon rencontré (fig. 3) ; mais souvent aussi il peut y avoir anastomose comme c'est le cas de la figure 4, *a* ; parfois enfin le stolon rencontrant passe par-dessus le stolon rencontré et n'est pas dévié (fig. 5).

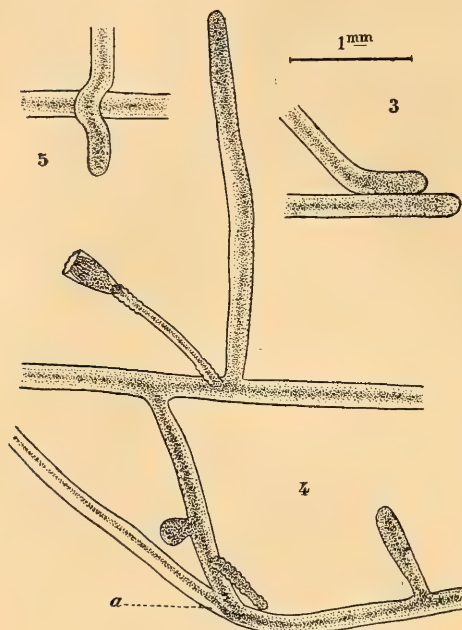


Fig. 3, 4 et 5.

Fig. 3. — *Obelia dichotoma* L. Stolon dévié à la rencontre d'un autre. — Fig. 4. Anastomose de deux stolons, *a*. — Fig. 5. Stolon rencontrant passant par-dessus le stolon rencontré.

Très souvent les lames sur lesquelles j'obtenais ce développement de stolons étaient placées verticalement et les stolons étaient dirigés dans tous les sens. Je n'ai pas cherché comment variait la rapidité de croissance suivant la direction, car la croissance dépend surtout, je crois, des facteurs internes dont on ne peut faire le départ que difficilement d'avec les facteurs externes. S'il y avait une action géotropique, elle se serait fait sentir en modifiant la direction de marche des stolons, soit vers le haut, soit vers le bas, ce que l'on n'observe pas. Toujours, à moins d'obstacles rencontrés, la direction d'un stolon était celle de sa première portion fixée ou du rameau stolonique.

Sur son trajet, ce stolon donne naissance, à intervalles plus ou moins réguliers, à des gastromérides ou à des stolons latéraux. L'intervalle qui sépare deux gastromérides varie si l'on considère des stolons différents ou un même stolon. Dans les quarante-sept mesures exactes que j'ai faites à l'aide du micromètre oculaire, cet intervalle était compris entre 2 millimètres et $4^{mm},5$. Ceci modifie donc ce que j'avançais dans une de mes notes préliminaires [:**01** *c*], où je considérais ces intervalles comme réguliers et égaux à 3 millimètres, d'après des mesures grossières faites au compas. Une particularité à signaler, c'est que le tube de cœnosarque du gastroméride s'insère parfois sur le tube de cœnosarque du stolon, à une certaine distance de l'origine du tube périsarcal du gastroméride (fig. 6).

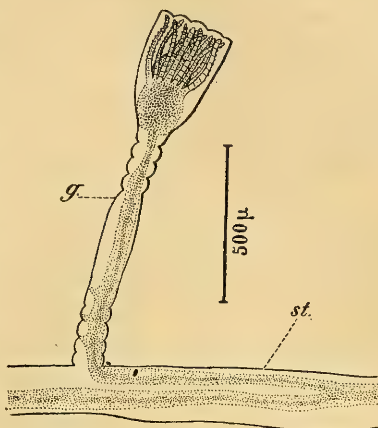


Fig. 6. — *Obelia dichotoma* L. Cœnosarque du gastroméride *g.* s'insérant sur le cœnosarque du stolon *st.*, à une certaine distance de l'insertion périsarcale.

Le gastroméride formé donne par bourgeonnement latéral un nouveau gastroméride (Pl. I, fig. 6-7, $b.g_2$); celui-ci en forme un autre et l'on obtient de la sorte une petite colonie sympodique. Mais dans les petites colonies qui se développent ainsi en aquarium, on ne compte jamais plus de trois ou quatre hydranthes qui finissent par mourir, et la croissance prend fin par suite probablement du manque de nourriture et par suite aussi sans doute des conditions plus ou moins défavorables dans lesquelles se fait ce développement en espace limité.

Ce qu'il y a de remarquable, c'est que les jeunes hydrodèmes se développent toujours perpendiculairement à la lame de verre, même lorsque celle-ci est verticale ou bien lorsque le développement se fait sur la face inférieure d'une

lame horizontale. Il y a donc là une influence manifeste du support sur la direction de croissance (*stéréotropisme* de Loeb ['**91**].

Le stolon principal, ai-je dit plus haut, donne des stolons latéraux ou secondaires. Ceux-ci n'offrent pas une disposition très régulière. Cependant ils se forment surtout au voisinage de l'insertion du gastroméride et souvent au même endroit, mais latéralement. Parfois on n'en voit qu'un, parfois plusieurs, et les figures 3, 4, 5, 6, 7, 8 (Pl. I) montrent les aspects divers de la ramification du stolon principal. Ces figures sont suffisamment explicites par elles-mêmes sans qu'il soit nécessaire de les décrire séparément. On remarquera que dans la figure 6 les trois stolons latéraux naissent au même point que le gastroméride et les deux stolons du même côté sont nés si près l'un de l'autre qu'ils sont accolés. Quelquefois, comme dans la figure 4, les stolons latéraux sont plus écartés. Il est avantageux pour la jeune colonie que les stolons latéraux naissent rapprochés de son point d'insertion. Ils assurent ainsi une fixation plus sûre à cette colonie qui, dès qu'elle a atteint une certaine hauteur, se trouve soumise à l'action des vagues ou des courants qui tend à la détacher de son support. Ces stolons latéraux jouent donc un rôle de crampons, mais ce n'est pas le seul, car ils s'allongent comme le stolon principal et donnent à leur tour naissance à de nouveaux hydrodèmes; de la sorte ils assurent aussi la multiplication de l'espèce. Il se forme ainsi un réseau serré de stolons envahissant graduellement un espace assez étendu en très peu de temps.

Enfin, pour terminer ce qui est relatif à la ramification des stolons, j'ajouterai que les stolons latéraux sont toujours perpendiculaires au stolon principal; parfois cependant ils sont légèrement obliques, ainsi que le montrent les différentes figures de la planche I.

On peut facilement obtenir en aquarium le développement de stolons et en étudier toutes les phases en fixant un hydrodème contre une plaque de verre, avec des fils de soie,

ainsi que je l'ai indiqué au début; presque toutes les branches donnent des rameaux stoloniques. Ce développement rapide épuise d'ailleurs la colonie parce que, dans l'espace confiné où elle est placée, elle ne trouve pas suffisamment de nourriture; alors, la plupart des hydranthes se rétractent et sont résorbés. Le cœnosarque, d'abord opaque et granuleux, devient clair par suite de la disparition des matières de réserves que ses cellules contenaient, matières qui sont transportées aux points de croissance où le cœnosarque est bourré de granulations.

Lorsqu'on conserve une colonie dans un bac sans la fixer contre une lame de verre, des rameaux stoloniques prennent aussi naissance et ils forment une sorte de chevelu tout autour de la colonie qui acquiert ainsi un aspect tout particulier, comme l'a fort bien remarqué van Beneden ['67]. J'ai comparé l'allongement de ces rameaux stoloniques non fixés à celui des stolons qui se développent sur verre. Il n'existe pas de différence sensible quant à la vitesse d'accroissement, mais il y en a une très marquée si l'on considère la ramification. Pour mettre ce fait en évidence, j'ai pris deux colonies aussi identiques que possible qui portaient des rameaux stoloniques. L'une fut fixée contre une lame de verre, l'autre suspendue librement dans l'eau de mer et les deux placées dans le même bocal. Au bout de trois jours, j'obtins les résultats suivants à la température de 15° environ:

	Millim.	Millim.	Millim.	Millim.
Allongement des stolons (fixés)................	16	23	20	20
Allongement des rameaux stoloniques (libres).	13	20	22	22

Ces nombres sont, comme on le voit, à peu près identiques. Sur les rameaux stoloniques on ne remarquait aucun bourgeon ni de gastroméride, ni de stolons latéraux; tandis que les stolons avaient donné naissance à de petites colonies. Le premier en portait deux et les trois autres chacun trois; à leur base s'étaient développés des stolons latéraux. Cependant les rameaux stoloniques peuvent se ramifier même lorsqu'ils ne trouvent pas à se fixer. Dans une autre série

d'observations un hydrodème avec rameaux stoloniques a été conservé pendant neuf jours à la température de 8° à 10° ; les rameaux stoloniques pendant ce temps ont acquis une longueur de 20 à 22 millimètres et ils n'ont produit que des gastromérides, mais non des rameaux secondaires stoloniques.

En résumé, l'action du support provoque plutôt la ramification des stolons qu'elle n'en accélère ou diminue la rapidité de croissance (1).

Chez certains hydrodèmes on rencontre des anomalies. En effet, au lieu de former des rameaux stoloniques, ces hydrodèmes allongent considérablement les rameaux qui normalement devraient se terminer par un hydranthe. Ces rameaux atteignent jusqu'à $6^{mm},25$ alors que les hydranthes avec leur pédoncule ont au maximum $3^{mm},2$. Ces rameaux anormaux se distinguent des rameaux stoloniques par leurs renflements annelés et par la difficulté qu'ils ont de se fixer. Ils croissent aussi moins vite que ces derniers. Ils peuvent parfois, après s'être allongés ainsi, former un hydranthe à leur extrémité.

On peut se demander si cette multiplication à l'aide de rameaux stoloniques se produit réellement dans la nature et si ce développement en aquarium n'est pas anormal. Cette objection est annulée par les observations suivantes. Des hydrodèmes d'*Obelia dichotoma* étudiés immédiatement après leur récolte montraient des rameaux stoloniques (fig. 7, *r. s.*) qui ne s'étaient pas fixés, mais qui cependant avaient donné naissance à de nouvelles colonies (*h. d.*). Parfois, comme le représente la figure 8, on trouvait une ramification anormale des rameaux stoloniques (*r. s.*).

Mais pour me convaincre davantage qu'il s'agit bien là

(1) Ce résultat est contraire à celui obtenu par Mme Motz Kossovska [**:03**] qui conclut que l'allongement du stolon libre est infiniment plus rapide que celui de l'hydrorhize. Je ferai remarquer que dans les expériences de cet auteur, il s'agit non de rameaux stoloniques mais de stolons hydrorhizaux croissant en dehors de leur support, sous l'action de l'eau courante, comme l'a indiqué Giard ['**98**].

d'un phénomène naturel et non pathologique, j'ai fixé des plaques de verre sur des blocs de rochers dans la mer même et j'ai appliqué contre ces plaques des colonies d'*Obelia*

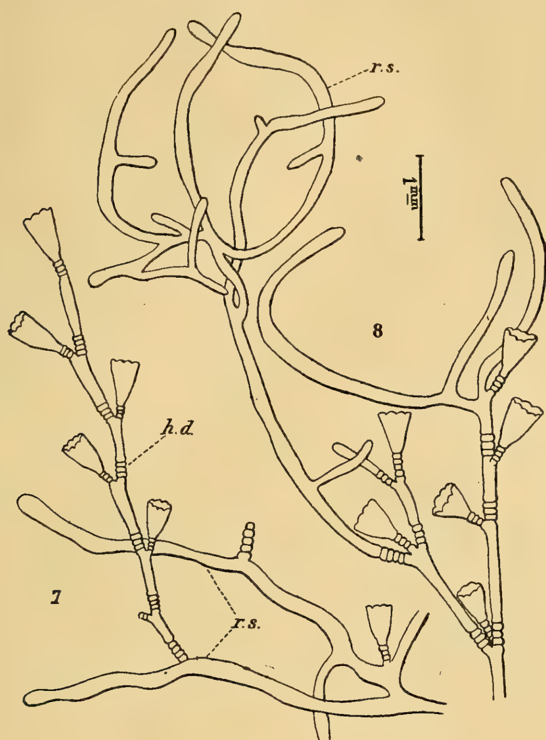


Fig. 7 et 8.

Fig. 7. — *Obelia dichotoma* L. Hydrodème *d. h.* né sur un rameau stolonique, *r. s.* — Fig. 8. Ramification anormale des rameaux stoloniques *r. s.*

dichotoma sans les détacher de leur support. Une de ces lames a été conservée cinq jours, et après l'avoir retirée j'ai constaté un développement de stolons absolument comparable à celui que j'ai obtenu en aquarium. Ces stolons recouvraient d'un réseau serré un espace de 75 centimètres carrés environ, et l'on pouvait compter sur ce réseau près de deux cents petites colonies. La plus grande avait 6 millimètres et portait six hydranthes. La température moyenne de l'eau de mer était d'environ 18° et dans les flaques de

marée, après le retrait de la mer, elle atteignait 26° au soleil, au moment le plus chaud de la journée.

Les colonies qui avaient produit ce développement étaient au nombre de six et avaient une taille de 7 centimètres environ. Cette observation montre bien que ces phénomènes de multiplication se produisent à l'état de nature et que ces rameaux stoloniques sont bien destinés à la multiplication de l'espèce. Elle donne aussi une idée de la rapidité avec laquelle un espace même étendu peut être envahi par ces stolons multiplicateurs. Le bourgeonnement actif de ces stolons à des intervalles très rapprochés explique pourquoi cette espèce se rencontre si abondamment dans les flaques de marée où les conditions sont tout à fait favorables à ce développement. En effet, dans ces endroits qui découvrent dès que la mer se retire et qui restent très longtemps à découvert, on la trouve, à marée basse, affaissée contre le sol; dans cette position les rameaux stoloniques doivent forcément venir en contact avec les pierres, s'y fixer et se développer comme je viens de le dire. La fixation est d'autant plus complète que le contact est plus prolongé. Or, c'est ce qui se produit nécessairement dans la partie supérieure de la zone sujette au balancement des marées.

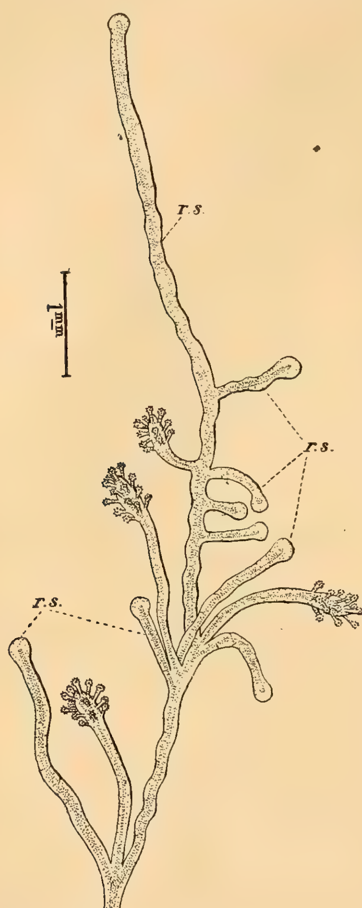


Fig. 9. — *Coryne* sp. montrant de nombreux rameaux stoloniques, *r. s.*

L'*Obelia dichotoma* se rencontre aussi pendant verticalement à la voûte des rochers; mais dans ces conditions, la fixation des *rameaux stoloniques* a moins de chances de se produire. Aussi voit-on souvent des rameaux stoloniques non fixés porteurs de petites colonies; c'est ce que représente la figure 7.

La variété recueillie dans les dragages se distingue de celle récoltée à marée basse, par une production très abondante de rameaux stoloniques. Il existe en général au-dessous de chaque hydranthe terminal trois et parfois quatre rameaux stoloniques (Pl. I, fig. 9, *r. s.*). Ces rameaux ne sont pas annelés à leur base. Cette variété vit sur d'autres Hydroïdes et il est évident que si ces rameaux stoloniques viennent à toucher une colonie voisine, ils s'y fixent et développent de nouveaux hydrodèmes.

Coryne sp. — Dans une petite espèce de *Coryne* ou de *Syncoryne* que je n'ai pu déterminer exactement à cause de l'absence du gonosome, j'ai observé la présence d'un grand nombre de rameaux stoloniques (fig. 9, *r. s.*) renflés à leur extrémité. Ayant appliqué cette espèce contre des lames de verre, j'ai vu les rameaux stoloniques se fixer et rapidement bourgeonner. Une colonie mise en observation le 6 mars montrait le 22 un grand nombre de stolons fixés, renflés comme les rameaux stoloniques à leur extrémité et dont le périsarque était irrégulièrement épaissi.

Le diamètre des rameaux stoloniques est d'environ 120 μ et atteint 160 μ à l'extrémité. Les plus longs avaient :

16^{mm},5	avec 4	jeunes gastromérides,	le plus jeune	à	6^{mm}	de l'extrémité.
15^{mm}	— 3	—	—		9^{mm},5	—
12^{mm}	— 3	—	—		5^{mm}	—
13^{mm}	— 2	—	—		»	—

On voit par ces chiffres que le développement se fait plus lentement que chez l'*Obelia dichotoma*. Il est vrai de dire que cette espèce a été conservée dans un bac placé dehors et exposé aux variations de température diurnes et nocturnes;

la température moyenne était d'environ 10° ; mais des *Obelia dichotoma* placés dans les mêmes conditions se multipliaient incomparablement plus vite.

J'ai mesuré l'accroissement de ces stolons et j'ai obtenu, pour des stolons placés dans les mêmes conditions de température, des nombres qui variaient de $1^{mm},15$ à $2^{mm},5$ pour un espace de temps de quarante-huit heures. De même que pour l'*Obelia dichotoma*, l'allongement dépend beaucoup des conditions internes, de l'apport plus ou moins grand de substances nutritives ; un stolon peut détourner à son profit la plus grande partie de ces substances et s'allonger par conséquent plus vite que son voisin. Le dernier gastroméride, qui est aussi le plus jeune, est toujours très éloigné de l'extrémité du stolon, comme l'indiquent les chiffres précédents ; cela tient à ce que le gastroméride se développe complètement avant qu'un autre apparaisse plus loin. L'intervalle entre deux gastromérides varie de 2 à 4 millimètres. Ces stolons se ramifient peu, à l'encontre de ce qui se passe chez l'*Obelia dichotoma*. Les stolons latéraux sont en général courts ; ils se détachent le plus souvent au même point qu'un gastroméride ou dans le voisinage.

Le gastroméride commence en général son développement avant qu'apparaisse un stolon latéral, mais parfois c'est celui-ci qui se montre le premier et c'est sur ce stolon, presque à son insertion, que prend naissance le gastroméride (fig. 10). Je n'ai pas observé, comme chez l'*Obelia dichotoma*, le bourgeonnement d'un nouveau gastroméride sur le pédoncule du premier. Cela tient à ce que le développement est très lent et que, dans les aquariums, les colonies ne trouvent pas suffisamment de nourriture.

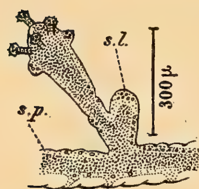


Fig. 10. — *Coryne* sp. Jeune gastroméride né sur un stolon latéral, *s. l.* ; *s.p.*, stolon principal.

Ayant sectionné transversalement les stolons, je voyais le cœnosarque se rétracter aussitôt à droite et à gauche de la section et la rétraction était parfois considérable : elle variait

de $0^{mm},26$ à $2^{mm},5$. Puis les deux surfaces sectionnées se rapprochaient l'une de l'autre, arrivaient en contact et se soudaient. En général, au point de rencontre, se développaient un ou deux stolons qui suivaient la rainure pratiquée dans la couche de collodion recouvrant la lame de verre. Ces stolons latéraux avaient un accroissement très lent, car du 31 mars au 5 avril ils ont acquis une longueur variant de 1 à 2 millimètres.

Bougainvillia ramosa Bened. — Chez cette espèce, comme l'a observé van Beneden ['**44**], on trouve des rameaux allongées filiformes (Pl. I, fig. 10 *r. s.*) qui ne se terminent pas par un hydranthe (*bourgeons longs en lanière de* van Beneden) et qui ne sont autres que des rameaux stoloniques. Ces rameaux sont plus fins que la tige ; alors que le diamètre de la tige et des branches simple varie de 70 μ à 90 μ, le diamètre des rameaux stoloniques ne dépasse pas 40 μ. Ils peuvent être très nombreux et donnent à la colonie un aspect particulier. Leur longueur peut atteindre 3 à 4 millimètres. Ils sont à peine renflés au sommet et sont susceptibles de se fixer et de se transformer en stolons légèrement renflés à leur extrémité. Le diamètre de ces stolons est plus grand que celui des rameaux stoloniques et atteint celui des tiges et des branches. Sur ces stolons il ne tarde pas à se développer des gastromérides portés par de courts pédoncules (Pl. I, fig. 11, g_1). Au pied même ou au voisinage d'un gastroméride se détache un stolon latéral (*st. l.*). La ramification de ces stolons est moins développée que chez l'*O. dichotoma.* L'accroissement est moins rapide, car il n'est guère que de 2 millimètres par jour. L'intervalle qui sépare deux gastromérides varie de $1^{mm},8$ à $2^{mm},5$.

Je n'ai pas observé chez cette espèce le bourgeonnement du premier gastroméride apparu.

On voit donc que ces rameaux particuliers, dont le rôle n'avait pas été expliqué par les auteurs, servent à la multiplication de l'espèce. Kristine Bonnevie ['**98**], qui d'ailleurs

n'a pas observé ces rameaux chez le *Bougainvillia ramosa* qu'elle propose d'appeler *B. Benedenii,* est portée à croire qu'ils sont dus à une influence étrangère. Ce ne sont pas davantage des rameaux au sommet desquels, pour une cause quelconque, un hydranthe ne s'est pas développé, comme le suppose HAMANN ['**82**]. Mais, d'après ce que je viens de dire, ce sont des organes normaux ayant une fonction déterminée, celle de la multiplication de l'espèce.

Obelia geniculata L. — Cette espèce se multiplie par scissiparité (Voy. p. 47), mais si l'on applique les rameaux propagulaires avant leur séparation sur une lame de verre, ils se fixent et donnent naissance à des stolons qui restent attachés à l'hydrodème. Ces stolons se comportent comme ceux de l'*O. dichotoma;* ils donnent naissance à des gastromérides et à des stolons latéraux. Le développement des premiers est en général plus précoce et les derniers se développent à leur base ou au voisinage de celle-ci. Ces stolons croissent moins vite que ceux de l'*O. dichotoma.* Un hydrodème de 2 centimètres avait développé en sept jours un stolon de $10^{mm},5$ avec quatre gastromérides ou bourgeons de gastromérides et deux stolons latéraux, dont le plus âgé portait un petit bourgeon de gastroméride. L'allongement du stolon principal n'avait été que de $1^{mm},5$ par jour. Chez d'autres, j'ai constaté des accroissements de $0^{mm},5$ à $0^{mm},6$ par jour, à la température de 15° environ. La facilité avec laquelle les rameaux propagulaires de l'*O. geniculata* se transforment en stolons est un fait intéressant qui me permettra, lorsque j'aurai étudié la scissiparité, de développer des conclusions sur l'origine de ce dernier phénomène.

Obelia longissima Pall. — Chez cette espèce le développement de stolons est exceptionnel; en général il se forme des propagules, comme il sera indiqué plus loin. Cependant, dans quelques cas, lorsque les hydrodèmes avaient été conservés assez longtemps dans un bocal d'eau

de mer, appliqués contre une lame de verre, on apercevait de véritables rameaux stoloniques qui, s'ils venaient en contact avec le verre, s'y fixaient et formaient des stolons sur lesquels apparaissaient des gastromérides.

Les stolons latéraux se détachent toujours de la base du gastroméride ou dans son voisinage, et ils sont perpendiculaires au stolon principal. Cette formation de stolons doit être très rare dans la nature, car l'*O. longissima* vit dans des conditions qui ne sont pas favorables à la fixation des rameaux stoloniques, comme nous le verrons plus loin. Cette observation est intéressante au même titre que la précédente et servira également à établir l'origine de la scissiparité.

Campanularia flexuosa Hcks., **Leptoscyphus tenuis** Allm., **Halecium sessile** Norm., **Sertularella polyzonias** L., **Gonothyræa gracilis** Sars. — On peut signaler chez ces différentes espèces la formation de rameaux stoloniques qui se fixent et développent de nouveaux hydrodèmes. Ces hydrodèmes peuvent même se former sans que les rameaux stoloniques soient fixés. Je rappellerai que Thornely [**'94**] a signalé des rameaux stoloniques chez le *C. flexuosa*. De même que Hartlaub [**:00**], j'ai constaté la présence fréquente de rameaux stoloniques chez le *Sertularella polyzonias* et sur certains se dressaient des hydrodèmes.

Plumularia halecioïdes Ald. — Dans un certain nombre d'hydrodèmes de cette espèce, l'extrémité distale de l'hydrocaule et les hydroclades distaux sont tranformés en rameaux stoloniques (1) (fig. 11). Les premiers hydroclades qui ont subi cette transformation montrent un ou deux gastromérides à leur base, et le dernier article hydrothécal est suivi d'un ou deux articles plus ou moins courts auquel fait suite le rameau stolonique proprement dit [*r. s.* (1)] ; souvent

(1) Schneider ['**97**] indique bien que des stolons peuvent se développer sur la tige principale et que ceux-ci donnent naissance à des hydrodèmes indépendants, mais il ne donne pas davantage de détails sur ce mode de multiplication.

aussi le dernier article hydrothécal se continue directement par le rameau stolonique [*r. s.* (2)], enfin les derniers rameaux stoloniques [*r. s.* (3)] naissent directement sur l'hydrocaule

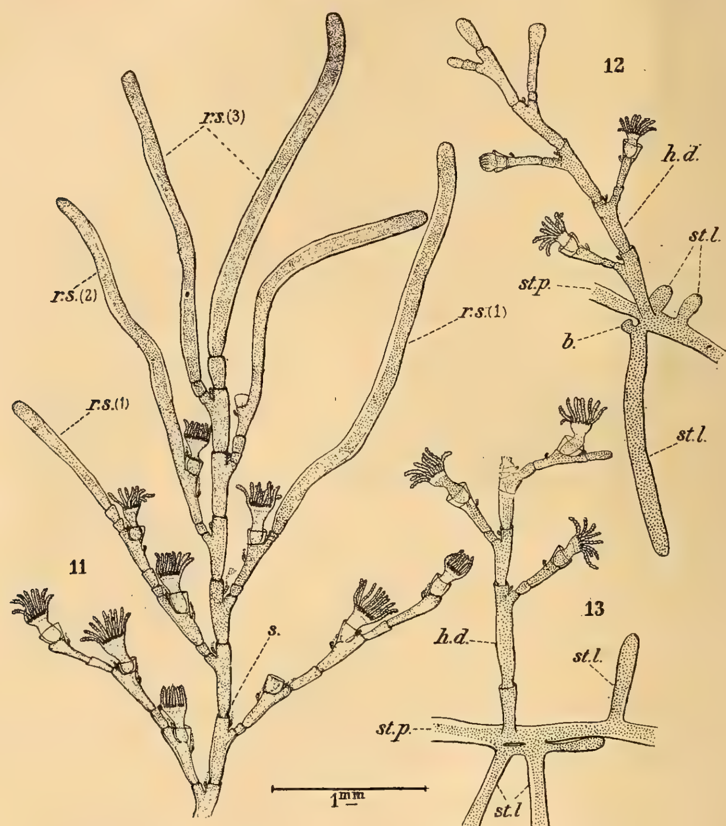


Fig. 11, 12 et 13.

Fig. 11. — *Plumularia halecioïdes* Ald. Extrémité d'un hydrodème montrant les rameaux stoloniques *r. s.* (1) (2) (3); *s*, ligne d'articulation suivant laquelle toute la partie supérieure peut se séparer du reste de l'hydrodème. — Fig. 12-13. Développement de jeunes hydrodèmes *h. d.* sur les stolons principaux *st. p.*; *st.l.*, stolons latéraux; *b*, bourgeon.

avec un, deux et même trois articles basaux. Plus rarement, le rameau stolonique est dû à une ramification secondaire de l'hydroclade.

Si l'on place ces hydrodèmes, ainsi transformés à leur extrémité, contre une lame de verre, les rameaux stolo-

niques se fixent, deviennent alors des stolons (fig. 12 et 13, *st. p.*), qui s'allongent assez rapidement et ne tardent pas à se ramifier. Comme chez l'*O. dichotoma*, leurs ramifications sont de deux sortes. Les unes naissent sur la face supérieure du stolon et se dressent perpendiculairement au support; ce sont ces ramifications qui apparaissent, en général, les premières et sont l'origine de nouveaux hydrodèmes (*h. d.*) ; les autres sont des stolons latéraux (*st. l.*) qui se détachent perpendiculairement du stolon principal ou lui sont légèrement obliques et donnent aussi naissance à de nouvelles colonies. Les stolons latéraux prennent naissance au point même d'insertion de la jeune colonie ou dans son voisinage (fig. 12 et 13).

On peut trouver différentes dispositions qui sont analogues à celles que l'on rencontre chez l'*Obelia dichotoma*. Ce développement de stolons latéraux a pour effet de fixer solidement la jeune colonie. Très souvent le stolon latéral émet immédiatement après son insertion un petit bourgeon (fig. 12, *b*), qui se soude parfois au stolon principal ou bien à un stolon latéral voisin. C'est ce que montre la figure 13 entre les deux stolons latéraux (*st. l.*) qui se détachent l'un à côté de l'autre. Les cas d'anastomose entre stolons sont assez fréquents, mais aussi le stolon rencontrant peut passer par-dessus le stolon rencontré ou suivre la même direction.

Les jeunes hydrodèmes se forment à une distance plus ou moins grande de l'origine du rameau stolonique ; dans les cas que j'ai observés, cette distance variait entre $1^{mm},4$ et $5^{mm},4$. L'intervalle de deux colonies est également variable et dans mes observations il était compris entre $1^{mm},8$ et 5 millimètres.

Le développement de ces hydrodèmes est assez rapide. Trois jours après la fixation, j'ai observé des stolons de 12 millimètres portant chacun deux colonies; les plus âgées comptaient environ 2 millimètres de haut avec cinq hydranthes épanouis, les plus jeunes avaient deux branches latérales avec un renflement qui représente le début de l'hydranthe. La température était d'environ 16° à 18°.

Plumularia echinulata Lamk., **P. pinnata** L., **P. Catharina** Johnst., **Antennularia ramosa** Lamk. — Dans une des variétés du *P. echinulata*, que j'ai appelée var. *pinnatoïdes*

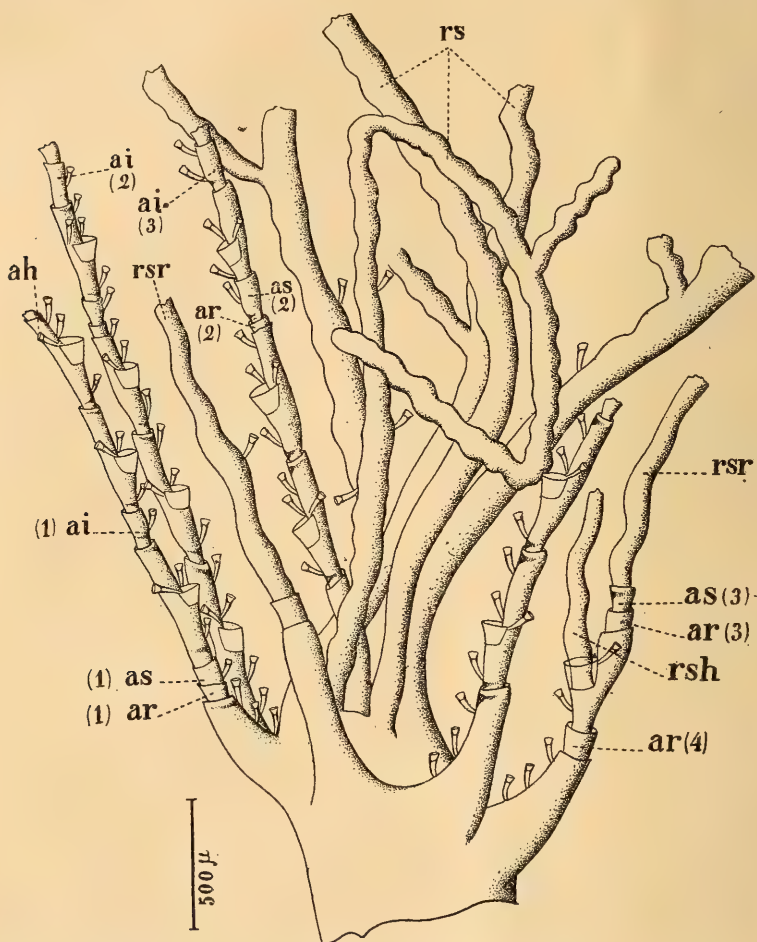


Fig. 14. — *Antennularia ramosa* Lamk. Extrémité de colonie montrant des rameaux stoloniques, *rs*; *rsr*, rameau stolonique de régénération; *rsh*, rameau stolonique de régénération né au fond d'une hydrothèque vide; *ah*, article hydrothécal; *ai*, a. intermédiaire; *ar*. a. de réparation; *as*, a. supplémentaire.

(Voy. plus loin, p. 197 et 200), certains hydroclades se prolongent en un rameau stolonique. L'hydrocaule peut lui-même se transformer à son extrémité en un rameau stolonique, et dans un cas le rameau stolonique né ainsi par transformation

de l'hydrocaule s'était ramifié, mais n'avait pas encore donné naissance à de nouveaux hydrodèmes. J'ai également constaté, chez le *P. echinulata* type (Voy. p. 191), la formation de rameaux stoloniques qui naissaient sur la face dorsale des hydroclades, au niveau d'une hydrothèque, et développaient des hydrodèmes.

Certains hydroclades du *P. pinnata* se terminaient par un rameau stolonique dont la base présentait un à six articles courts. C'est chez le *P. pinnata* que NUTTING ['95] a étudié le phénomène de la stolonisation.

Je signale également chez le *P. catharina* la présence de rameaux stoloniques terminant les hydroclades.

J'ai observé chez l'*Antennularia ramosa* une abondante production de rameaux stoloniques ; ceux-ci naissent, comme l'indique la figure 14, au sommet même d'une branche, immédiatement au-dessus du dernier verticille d'hydroclades. Ces rameaux stoloniques (*r. s.*) sont abondamment ramifiés et la figure ne représente qu'une faible partie du réseau inextricable qu'ils forment. Ils sont ondulés irrégulièrement et de place en place on observe des dactylothèques; on trouve d'ailleurs des dactylothèques sur les stolons de l'hydrorhize.

STOLONISATION RÉGÉNÉRATIVE

En outre de la formation naturelle ou normale de *rameaux stoloniques*, il peut aussi s'en développer par régénération, après la cassure d'une branche ou d'un hydroclade, cassure déterminée soit par le choc des vagues, soit par des animaux qui cherchent un abri ou leur nourriture dans les colonies d'Hydroïdes. Le rameau stolonique peut prendre également naissance dans le fond d'une hydrothèque, après la mort de l'hydranthe. Les rameaux stoloniques ainsi développés par régénération sont susceptibles de se comporter comme les rameaux stoloniques développés naturellement et concourir par suite à la multiplication de la colonie. On

peut donner à ce mode de multiplication le nom de *stolonisation régénérative* pour indiquer son origine.

J'ai observé des rameaux stoloniques nés par régénération chez quelques espèces. Chez l'*Hydrallmania falcata* L., on peut en voir dans la région inférieure de l'hydrocaule où presque tous les hydroclades ont été détachés. Chez le *Plumularia pinnata* L. la plupart des rameaux stoloniques que j'ai observés étaient dus à une rupture suivie de régénération et parfois ils naissaient dans le fond d'une hydrothèque vide. Dans la région inférieure de l'hydrocaule, on pouvait voir un certain nombre d'hydroclades détachés remplacés par un stolon.

Chez l'*Antennularia ramosa*, on trouve aussi des rameaux stoloniques [fig. 14, *rsr*] remplaçant des hydroclades qui ont été accidentellement brisés ; à leur base il existe, en général, un petit article court [*ar* (3)] (*article de réparation*) et un *article supplémentaire* [*as* (3)]. Le rameau stolonique peut prendre naissance au fond d'une hydrothèque, après la résorption de l'hydranthe (*rsh*). Cette formation de rameaux stoloniques de régénération se rencontre non seulement au sommet, mais aussi à différentes hauteurs sur l'hydrodème.

J'ai aussi observé cette stolonisation régénérative sur deux espèces conservées en aquarium. L'une est le *Campanularia flexuosa* Hcks. ; des colonies de cette espèce ayant été conservées pendant un certain temps m'ont montré un grand développement de stolons latéraux nés sur les pédoncules des hydranthes, après la chute de l'hydrothèque. L'autre est le *Plumularia echinulata* Lamk. ; ayant conservé un certain temps une touffe d'hydrodèmes de cette espèce, j'ai obtenu quelques jours après des stolons qui prolongeaient les hydrocaules et les hydroclades sectionnés accidentellement à différentes hauteurs ou bien naissaient au fond d'une hydrothèque. Ces rameaux stoloniques développèrent même de jeunes hydrodèmes avant même d'être fixés.

Il est probable que cette stolonisation régénérative est très répandue et joue avec la stolonisation proprement dite un rôle important dans la multiplication des Hydroïdes.

CONCLUSIONS

En résumé, la *stolonisation consiste dans la transformation de certains rameaux en rameaux stoloniques qui donnent par leur fixation des stolons, sur lesquels se développent de nouveaux hydrodèmes; les stolons s'affranchissent tardivement de la colonie qui leur a donné naissance. Le développement de rameaux stoloniques peut être soit naturel, soit dû à une régération.*

Le stolon principal qui n'est autre que le rameau stolonique fixé, se ramifie; les stolons latéraux sont perpendiculaires au stolon principal, mais restent fixés au support. Ils partent, en général, du pied même des hydrodèmes et les fixent fortement contre le support. Ils peuvent également se comporter comme le stolon principal, c'est-à-dire développer de nouveaux hydrodèmes et des stolons latéraux de second ordre; il se forme donc un réseau de stolons qui envahissent de proche en proche le terrain, et assurent la propagation plus ou moins rapide de l'espèce.

L'accroissement de ces stolons est variable avec les espèces; il est également variable pour la même espèce. Les stolons de l'*Obelia dichotoma* ont, en général, un accroissement très rapide (1 centimètre par jour environ); ils se ramifient beaucoup; le développement des premiers gastromérides est très précoce. La rapidité de croissance est à peu près la même, que le rameau stolonique soit ou non fixé; mais la formation de stolons latéraux n'a lieu que lorsque le rameau stolonique est fixé. Dans ce cas aussi la formation de jeunes colonies est plus active. Celles-ci montrent un stéréotropisme négatif : quelle que soit l'orientation de la lame de verre sur laquelle elles croissent, elles sont toujours perpendiculaires à cette lame.

Chez le *Plumularia halecioïdes* l'accroissement des stolons (4 millimètres par jour) et le développement des hydrodèmes, tout en étant assez rapide, l'est moins que chez

l'*O. dichotoma.* La ramification des stolons est comparable à ce qui existe chez l'*O. dichotoma.* Les colonies sont également négativement stéréotropiques.

Enfin chez le *Coryne sp.* et le *Bougainvillia ramosa*, les stolons s'accroissent beaucoup plus lentement (1 millimètre à 2 millimètres par vingt-quatre heures), se ramifient peu et les hydrodèmes qui se développent sur ces stolons se réduisent au premier gastroméride, dans les conditions de l'expérience.

J'ai donc étudié en détail, chez différentes espèces, le phénomène de la multiplication par stolonisation, qui avait été décrit par Nutting [**'95**] chez une unique espèce et avait été signalé également par Campenhausen [**'97**] et Hartlaub [**:00**] chez plusieurs Hydroïdes. On peut conclure de ces recherches que toutes les espèces qui portent des *rameaux stoloniques* doivent se multiplier par stolonisation alors même qu'on n'aurait pas observé la fixation de ces rameaux et le développement de nouvelles colonies.

A ma connaissance les espèces chez lesquelles ce mode de multiplication ou simplement les rameaux stoloniques ont été signalées sont les suivantes : *Syncoryne Johnstoni* Bened., *S. Lovenii* Bened., *Bougainvillia ramosa* Bened. (van Beneden [**'44**]) ; *Diphasia fallax*, Johnst., *D. attenuata* Hcks., *D. rosacea* L., (Hincks [**'68**]) ; *Thujaria persocialis* Allm. (Allman [**'76**]) ; *Sertularia variabilis* Clarke (d'Arcy Thompson [**'87**]) ; *Staurotheca dichotoma* Allm., *Thecocladium flabellum* Allm., *Dictyocladium reticulatum* Allm. (Allman [**'88**]) ; *Calyptothujaria Clarkii* Marktann. (Marktanner-Tuneretscher [**'90**]) ; *Halecium tenellum* Hcks. (Driesch [**'90**]) ; *Obelia geniculata* L., *Campanularia flexuosa* Hcks. (Thornely [**'94**]) ; *Plumularia pinnata* L., *Aglaophenia* (Nutting [**'95**]) ; *Aglaophenia Mac-Gillivrayi* Busk, *Pasythea hexodon* Busk, *Synthecium campylocarpum* Allm., *Calyptothujaria opposita* Campenh., *Caminothujaria moluccana* Campenh. (Campenhausen [**'97**]) ; *Obelia surcularis*

Calk. [CALKINS ['99]; *Sertularella subdichotoma* Kchp., *S. infracta* Kchp., *S. polyzonias* L., *S. tenella* Ald. (HARTLAUB [:00]); *Sertularia Thomsoni* Schydl. (SCHYDLOWSKY ['02]). A ces espèces il faut ajouter *Coryne sp.*, *Obelia dichotoma* L., *O. longissima* Pall., *Gonothyræa gracilis* Sars, *Leptoscyphus tenuis* Allm., *Halecium sessile* Norm., *Plumularia halecioïdes* Ald., *P. echinulata* Lamk., *P. catharina* Jonhst., *Antennularia ramosa* Lamk., que j'ai étudiées ou citées dans ce travail comme stolonipares et enfin *Polyplumularia flabellata* Sars, espèce chez laquelle j'avais cru, par erreur [: 01 *a*], que le phénomène de la stolonisation était dû à une action de contact.

La stolonisation peut donc être considérée comme très fréquente chez les Hydroïdes; elle est connue actuellement chez trente-neuf espèces et il est probable que dans la suite on pourra l'étendre à un plus grand nombre.

Peut-être doit-on considérer également comme des rameaux stoloniques les prolongements particuliers qui ont été signalés par WEISSMANN ['82], chez l'*Eudendrium racemosum* Cavol., et par KLAATSCH ['86], chez le *Tubularia mesembryanthemum* Allm. Chez l'*Eudendrium* ce prolongement, que WEISSMANN appelle *cnidophore*, prend naissance sur le corps même de l'hydranthe au-dessous des tentacules; chez le *Tubularia* il se détache entre l'hydranthe et son pédoncule. MAYER ['87] conteste qu'il s'agisse, chez cette dernière espèce, d'une formation naturelle et admet, après expérience, que la sortie de ce prolongement est provoquée par l'action des réactifs fixateurs.

CONDITIONS BIOLOGIQUES DES ESPÈCES STOLONIPARES

Il est intéressant de noter que les espèces chez lesquelles j'ai observé la stolonisation sont pour la plupart des espèces littorales qui croissent soit sur le fond rocheux (*Obelia dichotoma, Bougainvillia ramosa*), soit à la voûte des rochers (*O. dichotoma*, *B. ramosa, Leptoscyphus tenuis, Campanu-

laria flexuosa), soit sur des parois rocheuses verticales ou plus ou moins inclinées (les mêmes espèces que ci-dessus, *Halecium sessile, Sertularella polyzonias*), soit encore sur des Algues (*C. flexuosa, Plumularia halecioïdes*). Dans ces différentes conditions il est facile de voir que les rameaux stoloniques ont des chances de se fixer et par conséquent d'assurer la multiplication de l'espèce. Les espèces qui se trouvent sur le fond peuvent, lorsque la mer se retire, s'affaisser contre le sol; leurs rameaux stoloniques se fixent alors facilement, ainsi que je l'ai fait remarquer pour l'*O. dichotoma* (p. 24). Quant aux autres, leurs rameaux stoloniques doivent forcément, lorsqu'ils ont acquis une certaine longueur, venir en contact avec une paroi rocheuse, une Algue ou encore une colonie d'Hydroïdes voisine. Le jeu des marées favorise ce rapprochement, mais la fixation peut s'effectuer indépendamment des mouvements de la mer. C'est ce qui se produit pour les espèces stolonipares qui vivent en eau profonde, comme par exemple l'*O. dichotoma*, le *Sertularella polyzonias*, le *Leptoscyphus tenuis*. Ces espèces sont fixées sur d'autres Hydroïdes et les envahissent, grâce à la formation de ces rameaux stoloniques, qui dans leur croissance viennent à toucher une colonie voisine ou les branches d'une même colonie.

APERÇU SUR LA STOLONISATION DANS LE RÈGNE ANIMAL ET LE RÈGNE VÉGÉTAL

Le phénomène de la stolonisation n'est pas particulier aux Hydroïdes et on le rencontre également chez d'autres animaux, ainsi que certains végétaux où il est plus ou moins comparable à ce qui existe chez les Hydroïdes. Hargitt [:02] signale que chez le *Cyanea* et l'*Aurelia*, des stolons apparaissent à la base ou sur les côtés du polype. Ces stolons peuvent se fixer et servir d'origine à de nouveaux polypes.

Chez les Tuniciers il existe également des stolons. Le *Perophora* et le *Clavellina* développent des stolons rampants

qui peuvent être comparés à l'hydrorhize, et sur ces stolons apparaissent de nouveaux individus. Les Salpes présentent un organe très important, le stolon ventral, qui se segmente en petites tranches très serrées dont chacune deviendra un nouvel individu. Les colonies de Pyrosomes prennent également naissance par segmentation d'un stolon ventral.

Chez les végétaux, le développement de bourgeons radicaux peut être comparé à la formation de nouveaux hydrodèmes sur les stolons de l'hydrorhize de l'oozoïte. Les bourgeons radicaux donnent naissance à ce qu'on appelle des *drageons*; on les rencontre chez un grand nombre de plantes (*Neottia nidus avis, Ophioglossum vulgare, Nasturtium sylvestre*, *Convolvulus arvensis, Geranium sanguineum, Linaria vulgaris*, etc.).

Enfin les rameaux rampants de Fraisier (*Fragaria vesca*), à longs entre-nœuds, que l'on désigne couramment sous le nom de stolons et qui s'enracinent de place en place, sont en tout comparables aux rameaux stoloniques des Hydroïdes. On rencontre aussi de semblables stolons chez l'*Ajuga reptans* et l'*Hieracium Pilosella.*

CHAPITRE II

SCISSIPARITÉ SECONDAIRE

HISTORIQUE

Les exemples de scissiparité ne manquent pas chez les Hydroïdes; ils ont été observés surtout chez les formes inférieures, chez les méduses et les larves.

Les premières observations sur ce sujet datent de TREMBLEY [**1744**] qui découvrit que les Hydres d'eau douce se coupent en deux, soit par le milieu, soit plus ou moins près de l'une ou l'autre des extrémités. Vers la même époque,

Rösel de Rosenhof [**1755**] confirma les observations de Trembley en les étendant. Il décrivit et figura la division spontanée des Hydres. Il montra que la division atteint non seulement les Hydres mères, mais les Hydres filles et qu'il peut y avoir une division en trois et quatre parties. Marshall (W.) [**'82**] signale également la division spontanée de l'Hydre, qu'il appelle *stéléchomérisme* par opposition au *pleuromérisme* ou formation de bourgeons latéraux.

Greef [**'70**], qui découvrit le *Protohydra Leuckarti*, observa que cette espèce se multiplie par simple division transversale. Les observations de cet auteur furent vérifiées et complétées par Chun [**'89**] dans ses *Cœlenterata* du « Bronn's Thier Reich », ainsi que par Aders [**:03**]. Ussow [**'85-'87**] observa la division longitudinale d'un animal curieux, le *Polypodium hydriforme*, rattaché avec doute aux Hydroïdes. Murbach [**'99**], chez un Hydroïde libre, l'*Hippolytus peregrinus* qu'il a découvert, montre qu'il se détache à l'extrémité aborale de petites parties, par une ou deux constrictions; les segments qu'il propose d'appeler *blastolytes* reproduisent la forme d'où ils dérivent.

Chez les méduses la scissiparité fut observée par Kölliker [**'53**] chez le *Stomobrachium mirabile* Köll., petite méduse qui n'est autre que la larve d'une Æquoréide (*Mesonema cœrulescens* Köll. = *M. pensile* Eschz.); par Davidoff [**'81**] chez le *Phialidium variabile* Hæck.; par Lang [**'86**] chez le *Gastroblastea Raffaelei* Lang et enfin par Brooks [**'88**] chez l'*Epenthesis folliata* M'Crady.

La scissiparité fut aussi décrite chez certaines larves ; ainsi Metschnikoff [**'86**] signala que la larve blastula de l'*Oceania armata* Köll. se multiplie par division.

Dans tous ces exemples il s'agit d'une *scissiparité primitive*, mais celle que j'ai en vue dans ce chapitre est un phénomène dérivé, une *scissiparité secondaire*. Elle tire manifestement son origine du phénomène de la stolonisation, comme je le montrerai plus loin. Cette scissiparité secon-

daire est bien moins connue que la première. On peut y rattacher les observations d'Allman ['**71** et '**72**] sur une espèce qu'il appelle *Schizocladium ramosum*, dont il fait un genre spécial basé sur son mode de multiplication. J'établirai plus loin que ce genre ne peut être maintenu. Le même auteur ['**72**] signale aussi un mode de multiplication analogue chez le *Corymorpha nutans* Sars, mais ses observations à ce sujet sont malheureusement incomplètes.

Hincks ['**72** *a*] indique qu'une semblable multiplication doit exister chez le *Campanularia neglecta* Ald., mais il n'a pas vu la séparation complète des propagules.

Mereschkowsky ['**78**] observa également chez l'*O. flabellata* Hcks. (*seu O. longissima* Pall.) la séparation de petits fragments qu'il compare à des planules sans cils vibratiles ni bouche; mais il attribue leur formation à la sursalure de l'eau de mer et peut-être aussi au manque d'oxygène; cependant il pense que ces fragments sont comparables aux frustules du *Schizoladium ramosum* Allm. Cet auteur n'a d'ailleurs pas étudié leur développement.

OBSERVATIONS

J'ai étendu ce phénomène de la *scissiparité secondaire* à un certain nombre d'espèces. Mais comme c'est chez l'*Obelia longissima* Pall. qu'il se présente avec le plus de netteté, c'est chez cette espèce que je l'étudierai tout d'abord.

§ 1. — *Scissiparité avec propagules simples.*

Obelia longissima Pall. — Cette espèce, que j'avais prise à tort [:**01** *b*] pour l'*O. flabellata* Hcks., montre un grand nombre de rameaux qui s'allongent sans former de gastromérides à leur extrémité et atteignent jusqu'à 2 millimètres de longueur. C'est à ces rameaux que je donne le nom de *rameaux propagulaires* (Pl. II, fig. 3 et 4, *r. p.*). Ils naissent, comme les bourgeons de gastromérides, immédiatement au-

dessous de la partie annelée du pédoncule qui précède l'hydrothèque (Pl. II, fig. 1); ils débutent comme ceux-ci par une région annelée, mais, au lieu de renfler de bonne heure leur extrémité (Pl. II, fig. 2, *b. g.*) pour donner ensuite un hydranthe, ils continuent leur croissance. Lorsqu'ils ont atteint une certaine longueur, le cœnosarque qui, dans les deux tiers environ de la longueur du rameau propagulaire, n'occupe pas toute la largeur du tube périsarcal, s'amincit de plus en plus et ne tarde pas à se couper (Pl. II, fig. 5). Il se sépare ainsi une petite partie (*p.*) comparable à une planule sans cils vibratiles. ALLMAN [**'71**] l'a désignée sous le nom de *frustule*. C'est à cette partie que j'ai donné le nom de *propagule* [**:01***b*], sur les conseils de M. E. Perrier qui a employé ce même nom dans son *Traité de zoologie* (p. 2306), pour désigner les bourgeons libres de différents Tuniciers. Ce terme est emprunté au langage botanique. On peut, en effet, comparer cette partie détachée aux petits massifs cellulaires qui, chez les Hépatiques, donnent naissance à de nouveaux thalles.

Cette propagule d'*O. longissima* n'étant formée que d'un fragment de rameau sans hydranthe peut être dite *simple*, par opposition aux *propagules complexes* que je décrirai dans la deuxième partie de ce chapitre. Elle a la forme d'un petit bâtonnet court dont la longueur varie de 400 à 900 μ. Elle est entourée d'une mince couche de périsarque, du moins à sa base, car à son extrémité le périsarque n'est pas encore développé; il est représenté par une sécrétion dont la viscosité permet à la propagule de se fixer facilement. L'allongement du rameau propagulaire étant très rapide, le tube de périsarque sécrété est très mince et par suite très fragile. Il reste vide après la séparation de la propagule au sommet et la moindre traction suffit alors à le rompre. La propagule est ainsi mise en liberté et porte en arrière une portion plus ou moins longue du tube périsarcal (Pl. II, fig. 6).

D'après ALLMAN, la propagule du *Schizocladium ramosum* s'échapperait du tube périsarcal par une ouverture apicale et serait par conséquent nue à sa sortie. Ce fait me paraît

devoir être accepté sous toutes réserves, car il est en désaccord avec mes propres observations, que j'ai été à même de contrôler maintes et maintes fois, aussi bien chez l'*O. longissima* que chez l'*O. geniculata*. Allman, au contraire, n'a eu à sa disposition qu'un petit nombre d'échantillons montrant la scissiparité; il n'est donc pas étonnant qu'il ait pu se tromper sur ce point.

Si l'on place un hydrodème d'*O. longissima* dans un bocal aéré et qu'on le laisse au repos, les propagules ne se détachent pas. Elles restent à l'extrémité du mince tube de périsarque qui s'allonge de plus en plus et peut acquérir ainsi une grande longueur. Leur accumulation donne naissance à un aspect comparable à un nid de chenilles sur un arbre; les propagules figurant ces dernières et les tubes de périsarque vides représentant la toile qui les retient.

Les hydrodèmes, au moment de leur récolte, ne présentent jamais cet aspect caractéristique, parce que le mouvement des vagues ou les courants de marée suffisent pour détacher les propagules, lorsque le tube de périsarque s'est suffisamment allongé. On peut cependant reconnaître facilement, chez ces colonies qui viennent d'être récoltées, les rameaux propagulaires et apercevoir même les propagules séparées, mais rattachées encore à la colonie par le tube de périsarque.

Les propagules entraînées par les courants vont se fixer sur les pierres, les grains de sable, les fragments de coquilles ou sur tout autre corps, avec la même facilité qu'elles se fixent sur les parois des bocaux ou sur les lamelles de verre. Elles sont, en effet, très adhésives; le moindre contact avec un corps suffit pour qu'elles s'y fixent très fortement, par suite de la sécrétion visqueuse des cellules ectodermiques, sécrétion qui, en durcissant, forme le périsarque.

Une fois que les propagules ont ainsi contracté adhérence avec une plaque de verre, par exemple, elles ne restent pas immobiles; elles cheminent lentement à sa surface, l'extré-

mité distale dirigée en avant. Ce déplacement n'est pas continu ; il présente des alternances de marche en avant et de recul séparées par des périodes de repos. Examinons en détail comment se fait cette progression et partons du moment qui suit immédiatement la phase de recul. Alors, la propagule montre à son extrémité distale un ectoderme assez épais (Pl. II, fig. 16), tandis que sur tout le reste de son contour l'ectoderme est plus mince ; mais graduellement on voit l'ectoderme de l'extrémité s'amincir, par suite de la contraction des cellules ectodermiques. Il se produit ainsi un étirement de la partie antérieure (Pl. II, fig. 17), et par conséquent la propagule s'allonge, l'extrémité proximale restant fixe. Parfois la contraction des cellules ectodermiques à l'extrémité distale est telle que l'ectoderme est à peine visible et que la limite de l'endoderme vient presque se confondre avec la limite extérieure de la propagule, comme il est représenté (Pl. II, fig. 21).

Après cette phase d'allongement d'une durée de quatre minutes environ, vient une phase de repos, qui dure une à deux minutes, l'extrémité de la propagule restant au même point. Ensuite on voit l'extrémité distale revenir en arrière, en même temps que l'ectoderme récupère l'épaisseur qu'il avait auparavant, par suite du relâchement de ses cellules. La durée de cette phase est de trois à quatre minutes. L'extrémité antérieure, dans son recul, atteint parfois le point où elle était parvenue après la phase d'allongement précédente. Puis immédiatement, sans qu'il y ait une phase de repos, une nouvelle contraction de l'ectoderme se produit ; la propagule s'allonge de nouveau et son extrémité distale dépasse le point atteint précédemment après la phase d'étirement.

Les mêmes phénomènes se reproduisent et la propagule continue à se déplacer lentement. Le déplacement obtenu au bout d'une demi-heure n'a été que de $0^{mm},12$ à $0^{mm},14$ à la température de 17° à 18°.

Parfois l'extrémité distale de la propagule s'étrangle

(Pl. II, fig. 18), puis devient lobée (Pl. II, fig. 19); ce changement de forme provoque une déviation de la marche de la propagule. Les figures 18, 19, 20, 21, 22 de la Pl. II, qui ont été prises successivement, montrent nettement un déplacement de la propagule vers la gauche.

Lorsque dans leur marche deux propagules se rencontrent, il peut se présenter trois cas comme pour les stolons de l'*O. dichotoma* : ou bien la propagule rencontrante passe par-dessus la propagule rencontrée, ou bien encore elle se détourne de sa direction et prend celle de l'autre, ou bien enfin les deux propagules se soudent (Pl. II, fig. 15).

Le déplacement total des propagules est assez considérable ; il peut atteindre 4 millimètres et il est indiqué par la présence du tube périsarcal vide qu'elles laissent derrière elles (Pl. II, fig. 11). Après avoir cheminé ainsi, elles donnent naissance sur leur face supérieure à un petit bourgeon perpendiculaire au support (Pl. II, fig. 7. b, g_1), qui s'allonge (Pl. II, fig. 8), se renfle à son extrémité (Pl. II, fig. 9), et se termine par un hydranthe (Pl. II, fig. 10). Ce développement se fait assez rapidement et ne demande pas plus de deux jours. Souvent la propagule est consacrée entièrement à la formation du premier gastroméride (Pl. II, fig. 11, g_1); le stolon est alors tout à fait vide et parfois aussi la base du pédoncule. Certaines propagules, après avoir donné naissance à un gastroméride, poursuivent leur marche en avant et forment un nouveau bourgeon perpendiculaire au support, qui se terminera bientôt par un hydranthe. Le premier gastroméride (g_1) s'insère maintenant à l'extrémité proximale de la propagule (Pl. II, fig. 12).

Plusieurs gastromérides peuvent ainsi naître de la même propagule. Chacun bourgeonne à son tour (Pl. II, fig. 13) et l'hydrodème se forme peu à peu. Parfois deux gastromérides apparaissent au même point (Pl. II, fig. 9). Les hydrodèmes qui se forment ainsi dans les bocaux d'expérience n'acquièrent pas une grande taille et ne comprennent pas

plus de deux à trois gastromérides. Le stolon principal engendré par la propagule ne développe pas de stolons latéraux.

Le pédoncule du gastroméride initial n'est annelé qu'à la base et au-dessous de l'hydranthe, ce qui constitue une différence avec ce qu'Allman a observé. Dans son dessin, cet auteur figure, en effet, l'hydranthophore annelé sur toute sa longueur.

L'hydranthe né ainsi de la propagule est plus grêle et présente moins de tentacules que ceux de l'hydrodème d'où il provient. L'hydranthophore a également un diamètre moindre que ceux de la colonie mère. Ceci tient sans doute à ce que chaque propagule n'emporte avec elle que peu de matériaux de réserve, et c'est seulement après la formation du premier hydranthe que la nutrition peut se faire activement.

La production des propagules est beaucoup plus intense quand la colonie émet ses méduses et, contrairement à l'opinion d'Allman, ce mode de multiplication se superpose à la reproduction sexuée. La formation des propagules commence avant l'apparition des méduses, elle atteint son maximum lors de la dissémination des méduses; elle se continue lorsque les gonanges sont vides, mais alors va en diminuant pour cesser bientôt, bien que l'hydrodème reste parfaitement vivant et produise de nouveaux hydranthes.

A la fin de ce processus, il arrive que des gastromérides se détachent; la figure 14 de la Pl. II représente un de ces gastromérides qui s'est séparé de l'hydrodème et montre deux rameaux stoloniques (*rs.*) S'agit-il d'un phénomène normal ou pathologique? C'est ce que je n'ai pu déterminer. Peut-être dans la nature les gastromérides se détachent-ils pour constituer une propagule complexe, point de départ d'un nouvel hydrodème. Je suis porté à penser qu'il en est ainsi, par analogie avec ce qui se passe chez d'autres espèces (*Campanularia angulata* Hcks., *Halecium sessile* Norm., *Plumularia halecioïdes* Ald.).

Obelia geniculata L. — Il y a peu de chose à dire sur cette espèce au point de vue de la scissiparité. Le processus de la formation des propagules est le même que chez l'*O. longissima*. Les rameaux propagulaires s'allongent davantage (Pl. II, fig. 23, *r. p.*) et l'on obtient des propagules qui ne diffèrent de celles de l'*O. longissima* que par une longueur plus grande; elles atteignent en effet $2^{mm},5$ (Pl. II, fig. 24) et présentent en arrière un cordon de périsarque. Elles sont quelquefois légèrement recourbées à leur extrémité distale à la manière des propagules du *Campanularia angulata* (Voy. p. 49), mais la courbure est moins accentuée. Ces propagules se fixent difficilement contre le verre; mais, une fois fixées, elles ne tardent pas à développer de petits hydrodèmes.

Leptoscyphus tenuis Allm. — Chez cette espèce, on trouve aussi des propagules simples (Pl. II, fig. 26) analogues à celles de l'*O. longissima* et de l'*O. geniculata*; elles se détachent de rameaux propagulaires (Pl. II, fig. 25, *r. p.*). Ce sont des bâtonnets courts et minces d'une longueur de 300 à 700 μ environ. A cause de la rareté de cette espèce à Saint-Vaast, je n'ai pu observer le développement de ces propagules; mais il est probable qu'il est analogue à celui des propagules de l'*O. longissima* et de l'*O. geniculata*.

§ 2. — *Scissiparite avec propagules complexes.*

Campanularia angulata Hcks. — Tous les auteurs qui se sont occupés de cette espèce ont signalé la présence d'un prolongement qu'ils appellent généralement « organe en forme de vrille »; mais aucun n'a pu en déterminer le rôle véritable. Fraipont [**'79-80**] avoue son ignorance sur la signification de ce « long organe appendiculaire en forme de vrille ». De Varenne [**'82**] admet que c'est un organe dans lequel s'emmagasinent des matières nutritives qui doivent servir à toute la colonie. Il remarque, en effet, que cette espèce passe

l'hiver; et, à cette époque, le *C. angulata*, ne trouvant pas suffisamment de proies vivantes, vit aux dépens des réserves accumulées dans l'organe en vrille. Il a observé aussi que lorsque cet organe a épuisé ses réserves, il se forme à son extrémité un hydranthe qui saisit les proies vivantes et les digère pour toute la colonie.

Il y a une part de vrai dans l'opinion de DE VARENNE, comme nous le verrons plus loin; mais cet auteur n'a pas résolu la question. J'ai été assez heureux pour découvrir la véritable fonction de cet organe qu'on pouvait considérer jusqu'alors comme énigmatique; mais cette découverte n'est pas due simplement au hasard. Connaissant par mes observations antérieures la façon dont se comportaient les rameaux stoloniques chez différentes espèces, j'étais naturellement porté à attribuer à cet organe un rôle dans la multiplication de l'espèce. Il s'agissait de le démontrer.

Le plus simple était d'essayer de faire fixer cet organe sur des lames de verre, comme je l'avais fait pour les autres rameaux stoloniques; mais mes premières tentatives, exécutées au bord de la mer, furent vaines. Je ne sais d'ailleurs pour quelles causes, car depuis, à Paris, j'ai obtenu cette fixation. Il ne me restait plus alors qu'à examiner attentivement les feuilles de Zostères et à voir ce qui se passe dans la nature même. Je mis ce projet à exécution et je ne tardai pas à découvrir la vérité, qui est tout à fait d'accord avec ce que j'avais prévu.

On voit, en effet, lorsqu'on observe soigneusement une grande quantité de feuilles de Zostères envahies par le *C. angulata*, des prolongements en forme de vrilles fixés au bord d'une feuille par leur extrémité distale et présentant à l'autre extrémité le dernier hydranthe de l'hydrodème.

Le prolongement en forme de vrille, que j'appellerai plus simplement *rameau propagulaire*, et l'hydranthe qui y reste attaché constituent une propagule, mais plus complexe que celles que nous avons trouvées jusqu'alors. Peut-être doit-on

considérer ce qui a lieu chez le *C. angulata*, comme analogue à ce que j'ai signalé plus haut chez l'*O. longissima* dont parfois les gastromérides se détacheraient.

Il est facile de comprendre comment se fait cette fixation. Le rameau propagulaire qui termine une colonie est déplacé dans tous les sens par la vague ou par les mouvements de la feuille de Zostère sur laquelle est fixé l'hydrodème auquel il appartient; remarquons que le rameau propagulaire est recourbé en forme de crosse à son extrémité un peu renflée (Pl. III, fig. 1, *r.p.*); dans ces déplacements il peut facilement s'accrocher, comme un véritable hameçon, au bord d'une feuille de Zostère voisine, ces feuilles étant, comme on le sait, très serrées les unes contre les autres dans un champ de Zostères. Pour peu que le contact se prolonge un certain temps, le rameau propagulaire est solidement fixé et la moindre traction suffit à le détacher de la colonie mère suivant la ligne *s. s.*, au-dessous du dernier hydranthe qu'il entraîne avec lui.

Après fixation, l'extrémité se renfle et prend la forme d'un cœur (1) (Pl. III, fig. 3) présentant deux points de bourgeonnement qui produisent deux stolons opposés, lesquels courent en général parallèlement à la feuille de Zostère. Sur ces stolons apparaît bientôt, à une distance variable (2) du point où l'extrémité du rameau propagulaire s'est fixée, d'abord d'un côté (Pl. III, fig. 4, $b.g_1$), puis ensuite de l'autre, un rameau dressé annelé à sa base qui ne tarde pas à donner le premier hydranthe du jeune hydrodème. La figure 5 (Pl. III) montre de part et d'autre du point de fixation de la propagule un gastroméride. Chacun développera une nouvelle colonie.

La formation de stolons latéraux est tardive et n'a lieu

(1) La séparation de la colonie mère peut parfois être tardive, car j'ai observé une fois, à ce stade, que le rameau propagulaire n'était pas détaché.

(2) Cette distance varie de $0^{mm},8$ à $1^{mm},5$. L'intervalle des deux premiers hydrodèmes est compris entre $1^{mm},8$ et 3 millimètres. Il est plus faible en général que celui qui sépare les hydrodèmes subséquents.

que bien après celle des premiers gastromérides. Ces stolons latéraux se détachent perpendiculairement du stolon principal, au point d'insertion d'un hydrodème ou dans son voisinage; ils traversent la feuille de Zostère et, arrivés au bord opposé, ils le contournent et passent sur l'autre face où ils continuent leur marche parallèlement au bord.

Quelquefois la pointe du renflement en forme de cœur se prolonge (Pl. III, fig. 6) et donne un stolon transversal qui développe un bourgeon de gastroméride ($b.g_1$) sur son trajet et, arrivé au bord opposé, se comporte comme on vient de le voir pour les stolons latéraux.

Parfois, la propagule se fixe obliquement sur la feuille de Zostère (Pl. III, fig. 7); les deux stolons ont alors une direction oblique; l'un traverse la feuille, se porte vers le bord opposé et longe parallèlement ce bord; l'autre contourne le bord de la feuille, passe sur la face opposée qu'il traverse obliquement, atteint le bord opposé et se comporte comme le premier.

Il peut également arriver qu'un stolon, après avoir cheminé parallèlement au bord de la feuille, prenne une direction oblique, traverse cette feuille pour suivre ensuite le bord opposé. On voit donc que de cette façon une feuille de Zostère peut être totalement envahie sur ses deux faces par le *Campanularia angulata*, grâce au développement d'une seule propagule; mais en général plusieurs propagules se fixent sur la même feuille.

Pendant le développement des stolons et des premiers gastromérides, l'hydranthe qui se trouve à l'extrémité proximale non fixée de la propagule, rétracte ses tentacules, puis est résorbé; la propagule se vide aussi peu à peu et les matériaux nutritifs qui y étaient accumulés servent au développement des stolons et des jeunes hydrodèmes.

Le tube périsarcal vide, après le développement des premiers gastromérides, ne tarde pas à se détacher. Après sa chute, il est facile de reconnaître l'origine des stolons qui courent le long de la feuille de Zostère, même lorqu'ils sont

âgés, car ils présentent un élargissement triangulaire au point où la propagule s'est fixée (Pl. III, fig. 5). Il est étonnant que cette particularité n'ait pas été signalée et n'ait pas mis sur la voie du phénomène, les auteurs qui se sont occupés de cette espèce.

Je noterai encore avoir observé le cas d'un hydranthe né par régénération à l'extrémité proximale non fixée de la propagule, au point de séparation d'avec la colonie mère (fig. 15, *h. a. r.*).

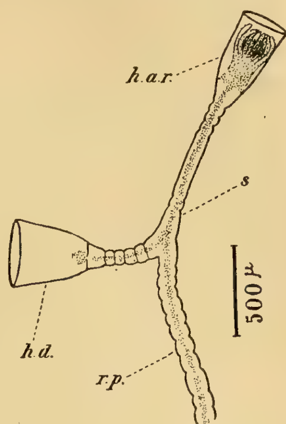


Fig. 15. — *Campanularia angulata* Hcks. — Extrémité proximale d'un rameau propagulaire *r.p.* ayant formé un hydranthe de régénération *h.a.r.*; *h.d.* (mis pour *h.t.*), hydrothèque vide du dernier hydranthe de la colonie; *s*, point où s'est faite la séparation d'avec la colonie mère.

De Varenne avait donc entrevu une partie de la vérité lorsqu'il considérait l'organe en forme de vrille comme un organe de réserve, mais les réserves servent, non pas à la colonie mère, comme il le disait, mais aux premiers développements de nouvelles colonies. Je n'ai jamais vu le rameau propagulaire former un hydranthe à leur extrémité. Lorsqu'on conserve longtemps les colonies en aquarium, les rameaux propagulaires continuent à s'allonger, tandis que les hydrodèmes d'où ils proviennent perdent leurs hydranthes et leurs matières de réserve; à la base du rameau les cellules endodermiques se vident de leurs granulations, et même au bout d'un certain temps la colonie tout à fait épuisée par ce développement n'est plus représentée que par le tube périsarcal vide. Dans sa partie proximale le rameau propagulaire considérablement allongé est lui-même vide, tandis qu'à son extrémité distale l'ectoderme est épais et les cellules endodermiques sont bourrées de granulations. Grâce à cette accumulation de matières de réserve à son extrémité, le rameau propagulaire conserve longtemps sa fonction de multiplication qu'il peut remplir aussitôt fixé.

La scissiparité permet donc au *C. angulata* de passer d'une feuille de Zostère à l'autre. Cette multiplication est très active; les hydrodèmes naissent très près les uns des autres; la distance qui sépare deux colonies voisines sur le même stolon varie de $2^{mm},5$ à $3^{mm},3$, mais le nombre le plus souvent réalisé est 3 millimètres environ; toutes présentent un rameau propagulaire qui peut se fixer et donner un certain nombre d'hydrodèmes par le processus que je viens de signaler. Sur une même feuille de Zostère peuvent se fixer plusieurs rameaux propagulaires. J'ai observé, en effet, à l'extrémité d'une feuille sur une longueur de 7 centimètres, douze insertions de propagules. On comprend ainsi qu'un champ de Zostères puisse être facilement envahi par le *C. angulata*, grâce à ce mode de multiplication.

Sur les Cystosires où vit aussi cette espèce, les mêmes faits se produisent et la multiplication est assurée de la même façon. Les rameaux propagulaires sont cependant plus longs. Tandis qu'ils ne dépassent guère 6 à 7 millimètres, lorsque le *C. angulata* habite les Zostères, ils atteignent dans ce cas 15 et même 20 millimètres. Cet allongement plus grand des rameaux propagulaires tient sans doute à ce qu'ils ne peuvent que difficilement se fixer sur les rameaux arrondis de l'algue.

Halecium sessile Norm. — En examinant des hydrodèmes d'une variété qui croît sur les Cystosires (Voy. p. 160), conservés dans l'alcool, j'ai observé des *propagules complexes*, formées par deux hydranthes, à la base desquels se trouvent jusqu'à cinq rameaux stoloniques (Pl. III, fig. 9). Je considère cet ensemble comme une véritable propagule, car l'extrémité distale de ce corps était cicatrisée, ce qui indique bien qu'une séparation avait eu lieu antérieurement à la récolte et que par conséquent dans la nature ces corps se détachent des hydrodèmes qui lui ont donné naissance et sont ensuite transportés en un autre point. Ces propagules doivent s'arrêter dans les ramifications des Algues et leur fixation est assurée grâce aux nombreux rameaux stoloniques

qu'elles portent et qui doivent être le point de départ de nouveaux hydrodèmes. Ces propagules se forment à l'extrémité des hydrodèmes (Pl. III, fig. 8), et l'on peut voir en *s* le point où s'effectuera la séparation, au niveau d'une des constrictions du périsarque.

Plumularia halecioïdes Ald. — Je suis porté à penser que chez cette espèce les choses se passent très souvent sinon presque toujours, comme chez l'*Halecium sessile.* J'ai vu très fréquemment, en effet, toute l'extrémité de l'hydrodème détachée, avec ses rameaux stoloniques et ses hydranthes, et le tout formait une propagule complexe. J'ai observé cette propagule détachée avec son extrémité distale cicatrisée et même bourgeonnant, non seulement en examinant les hydrodèmes conservées dans l'alcool, mais aussi les touffes de colonies aussitôt après la récolte. La séparation s'était effectuée au niveau d'une ligne d'articulation qui est d'ailleurs un point faible du tube du périsarque. (Voy. fig. 11, *s*.)

CONCLUSIONS

On voit par cette étude que la scissiparité secondaire est un phénomène très fréquent chez les Hydroïdes et par la suite on pourra sans nul doute augmenter le nombre des espèces où existe ce mode particulier de multiplication qui se résume en ceci : *séparation de parties d'hydrodèmes plus ou moins complexes (propagules); transport de ces propagules et développement de nouveaux hydrodèmes sur les propagules fixées.*

Les espèces chez lesquelles j'ai rencontré ce phénomène sont les suivantes : *Obelia longissima* Pall., *O. geniculata* L., *Leptoscyphus tenuis* Allm., *Campanularia angulata* Hcks., *Halecium sessile* Norm., *Plumularia halecioïdes* Ald.

Allman, comme je l'ai dit plus haut, ne rencontra qu'une fois cette sorte de scissiparité chez une espèce qu'il ne put déterminer à cause de l'absence de méduses. Il en fit un

genre nouveau, le genre *Schizocladium,* dont le nom rappelle ce mode de multiplication, et il dénomma l'espèce considérée *S. ramosum.* Ce nom générique, basé sur cette multiplication particulière, doit disparaître de la nomenclature, car la scissiparité ne peut pas être considérée comme appartenant en propre à un genre spécial. Elle se rencontre non seulement chez le genre *Obelia,* mais aussi chez d'autres, comme je l'ai montré plus haut (1). Il est très probable que l'espèce créée par Allman doive être rattachée au genre *Obelia*, et si ce n'était la présence d'anneaux sur toute la longueur de l'hydranthopore du premier gastroméride, je n'hésiterais pas à identifier le *Schizocladium ramosum* avec l'*O. longissima.*

Je ne suis pas de l'avis de Hartlaub qui, dans l'analyse d'une de mes notes (*Biolog. Centralbl.*, IX Jahrg., 1902, p. 687) admet que le *Schizocladium ramosum* n'est autre que l'*O. geniculata* L. Cette identification n'est pas admissible, car les propagules de cette dernière espèce sont beaucoup plus allongées et de plus le dessin du *S. ramosum* donné par Allman ne correspond pas à l'*O. geniculata.*

Relation entre la stolonisation et la scissiparité. — Comme je l'ai avancé plus haut, la scissiparité dérive de la stolonisation. En effet, certaines espèces scissipares peuvent faire retour à la multiplication par stolonisation, qui doit être considérée alors comme primaire. C'est le cas de l'*Obelia geniculata* et de l'*O. longissima.* La première de ces espèces est à un état peu avancé de son évolution vers la scissiparité, comme le montrent ses rameaux propagulaires allongés et son retour facile à la multiplication par stolonisation. J'ai indiqué, en effet, que les rameaux propagulaires de la première espèce sont susceptibles de se fixer sans se détacher

(1) Hincks ['72*a*] arrivait à la même conclusion après ses observations, incomplètes d'ailleurs, sur la scissiparité du *Campanularia neglecta* Ald. Il émettait même cette opinion, justifiée par mes recherches, que ce mode de multiplication pouvait être assez répandu chez les Hydroïdes.

de l'hydrodème et se comportent alors exactement comme les rameaux stoloniques de l'*O. dichotoma*.

Il n'en est plus de même pour l'*O. longissima* dont les rameaux propagulaires, bien qu'amenés en contact avec un corps solide, continuent à détacher des propagules qui sont d'ailleurs plus courtes que chez l'*O. geniculata*. Ce n'est qu'après un séjour prolongé dans un aquarium que certains rameaux propagulaires peuvent se fixer sans se détacher de l'hydrodème. Le retour à la stolonisation est donc plus rare et plus difficile chez cette espèce, mais n'en est pas moins possible.

Les phénomènes présentés par l'*Halecium sessile* et le *Plumularia halecioïdes* viennent aussi à l'appui de cette assertion. Que les rameaux stoloniques de l'une ou de l'autre de ces espèces se fixent sur un support, et la propagule ne se détache pas.

Existe-t-il une relation de cause à effet entre le phénomène de la scissiparité et les conditions dans lesquelles vivent les espèces scissipares? La réponse à cette question ne peut être donnée que par l'examen de ces conditions.

Toutes les espèces scissipares que j'ai étudiées à Saint-Vaast, sauf cependant le *Leptoscyphus tenuis* de la côte, se rencontrent en abondance dans les points parcourus par des courants d'une certaine force ; et à marée basse elles restent toujours recouvertes par une quantité suffisante d'eau, ce qui les empêche de venir en contact avec le sol. (Je mets à part le *Campanularia angulata* dont le cas est tout à fait particulier.) La récolte de l'*Obelia longissima* à marée basse ne peut être faite qu'aux époques de grandes marées, sous la jetée de Saint-Vaast où existe un fort courant ; cette espèce est très abondante à cet endroit ; on peut aussi la trouver en assez grande quantité aux abords des déversoirs des parcs à Huîtres; enfin on la récolte au Petit Nord par fonds de 20 à 25 mètres et là aussi, comme dans le cas précédent, l'existence d'un courant est manifeste.

L'*Obelia geniculata,* l'*Halecium sessile,* le *Plumularia halecioïdes* sont abondamment répandus dans les courants des anciens parcs. Ces conditions sont évidemment favorables à la multiplication par scissiparité. Les courants sont capables non seulement de détacher les propagules de la colonie mère, mais aussi de les transporter en un autre point. On peut aller plus loin et dire que l'action du courant est la cause déterminante du phénomène de la scissiparité. C'est ce qui va découler nettement des considérations suivantes.

En effet, supposons une espèce comme l'*O. longissima* donnant naissance primitivement à des rameaux stoloniques. Si cette espèce vit dans des eaux courantes plus ou moins profondes, l'hydrodème ne pouvant venir s'appliquer contre le sol, les rameaux stoloniques n'ont aucune chance de se fixer; cette espèce se pliera donc, s'adaptera aux conditions du milieu et, au lieu de prolonger indéfiniment ses rameaux stoloniques, ce qui n'aurait pour résultat que de l'épuiser sans effet utile pour l'espèce, elle les détachera et donnera des propagules. De cette façon s'explique facilement le passage de la stolonisation à la scissiparité. Le retour inverse est aussi facile à comprendre. Que les conditions de milieu changent, que l'espèce vienne à être placée dans un endroit tranquille où les rameaux stoloniques puissent se fixer, et alors la stolonisation remplace la scissiparité. Ce retour sera d'autant plus facile que les conditions dans lesquelles vit l'espèce s'écarteront moins des conditions où sont placées les espèces stolonipares. C'est le cas de l'*O. geniculata* qui se rencontre à côté même de l'*O. dichotoma*, mais qui, au lieu d'être fixé sur les cailloux, est fixé sur des algues à une certaine hauteur et dont les rameaux stoloniques ont alors moins de chances de venir en contact avec les corps étrangers et de s'y fixer, tout en pouvant le faire à l'occasion.

La scissiparité n'est donc pas profondément séparée de la stolonisation. Il existe, comme on l'a vu, des passages

entre ces deux modes de multiplication et le premier dérive du second.

Les stolons s'affranchissant plus ou moins tardivement de la colonie mère et les propagules s'en séparant de bonne heure on peut donc dire qu'il y a accélération dans le développement, dans le cas de la scissiparité. On trouve là un exemple de *tachygenèse* facteur embryogénique, dont le rôle a été mis en lumière par mon Maître, M. E. Perrier, dans son *Traité de zoologie* ainsi que dans un mémoire récent [: **02**] publié en collaboration avec M. Gravier.

Le cas du *Campanularia angulata* est tout à fait spécial. Le mode de multiplication de cette espèce est en effet intermédiaire entre la véritable stolonisation et la vraie scissiparité, la propagule se détachant de très bonne heure, mais cependant après fixation. Il est intéressant de constater que cette espèce est très bien adaptée aux conditions dans lesquelles elle vit; la forme d'hameçon acquise par le rameau propagulaire est, en effet, tout à fait favorable à la multiplication du *Campanularia angulata*.

APERÇU SUR LA SCISSIPARITÉ DANS LE RÈGNE ANIMAL ET LE RÈGNE VÉGÉTAL

On ne peut s'empêcher d'établir un rapprochement entre ce qui se passe chez les Hydroïdes et ce qui se présente chez d'autres animaux d'une part et chez certaines plantes d'autre part. C'est par scissiparité que se reproduisent un grand nombre de Protozoaires. J'ai indiqué plus haut les espèces d'Hydroïdes qui se multiplient par scissiparité. Dans le même embranchement, chez les Acalèphes, un exemple de scissiparité est fourni par la transformation du scyphistome en strobile. Un certain nombre de Stellérides (*Polyasterias tenuispina*, *P. calamaria*, *Asterina wega*, etc...) et d'Ophiurides (*Ophiothela isidicola*, *O. dividua*, *Ophiocoma Valenciæ*, *O. pumila*, *Ophiactis virens*, *O. Mülleri*, etc...) se multiplient par bipar-

tition spontanée ; le corps se coupe en deux moitiés équivalentes dont chacune se complète ensuite.

Chez diverses espèces de Stellérides seulement, appartenant aux genres *Linckia* et *Mithrodia,* un bras se détache du disque et reforme l'animal tout entier.

Les Planaires rhabdocèles des genres *Catenula, Strongylostomum, Microstomum,* etc., beaucoup de Syllidiens et de Naïdiens se coupent spontanément en un certain nombre de segments dont chacun devient un individu.

Dans tous ces exemples il s'agit d'une scissiparité primitive mais chez les Tuniciers la scissiparité apparaît, ainsi que chez les Hydroïdes que j'ai étudiés, comme dérivée de la stolonisation. En effet, le post-abdomen des *Amaroucium*, qui a la valeur d'un véritable stolon, se segmente et chaque segment donne un bourgeon libre qui se complète et gagne la surface de l'ascidiodème. Ce mode de multiplication dérive manifestement de la stolonisation des *Perophora* et *Clavellina*. La scissiparité se rencontre aussi chez les *Doliolum*, où le stolon ventral détache à son extrémité de véritables propagules (*Urknospe* d'Uljanin) qui sont transportés ensuite par des cellules ambulantes sur le cadophore où elles se divisent en quatorze ou vingt bourgeons ; ce phénomène doit tirer son origine de la stolonisation des Salpes.

La dissociation du corps chez les Végétaux relève plutôt de la gemmiparité que de la scissiparité proprement dite ; c'est ce qui se produit chez la Ficaire, chez certaines Fougères qui développent des bulbilles capables de se détacher et de donner naissance à une nouvelle plante. Chez les Muscinées la multiplication se fait à l'aide de petites parties détachées qu'on a appelées *propagules*. La formation des tubercules de pomme de terre (*Solanum tuberosum*) est un véritable phénomène de scissiparité, ainsi que la dissociation du corps des Bactéries.

CHAPITRE III

HISTOLOGIE DES STOLONS ET PROPAGULES

Obelia dichotoma L. — Je ferai l'étude comparative de la structure histologique de l'hydrocaule et des stolons.

Dans les bourgeons terminaux destinés à donner des hydranthes de même que dans les rameaux stoloniques, l'ectoderme est formé de cellules finement granuleuses et fortement colorables par les réactifs, mais au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité les cellules ectodermiques deviennent de plus en plus vacuolaires et leurs granulations disparaissent. Dans les parties tout à fait âgées, les cellules ne montrent plus que des travées protoplasmiques limitant de grands espaces clairs (Pl. IV, fig. 1, *ect.*). Mais cependant en certains points on voit des nids de petites cellules finement granuleuses avec de très petits noyaux.

Dans les parties jeunes les noyaux se multiplient par division directe. Ces noyaux possèdent en leur centre un corps qui prend fortement les substances colorantes et représente la chromatine du noyau. Je l'appellerai *karyosome*, à l'exemple de Labbé [**'99**]. Dans le phénomène de division directe on voit le karyosome s'étrangler (Pl. IV, fig. 7, *n.*), puis se diviser en deux (*n'*). On trouve alors dans l'ectoderme de nombreux noyaux possédant deux karyosomes provenant de cette division. Plus tard, le noyau lui-même s'étrangle et se divise en deux. Certains noyaux montrent une véritable fragmentation de leur karyosome et à leur intérieur on rencontre trois à quatre corps chromatiques et quelquefois plus. Il existe d'ailleurs deux sortes de noyaux, des gros mesurant environ 7μ,3 et des petits n'ayant que 2μ,5 de diamètre. Les petits noyaux montrent comme les gros des phénomènes

de division directe. Entre ces deux sortes de noyaux se trouvent tous les intermédiaires. L'ectoderme renferme toujours des cnidoblastes ; dans les parties âgées on en trouve parfois une quantité considérable et l'ectoderme en est pour ainsi dire absolument bourré. Ils sont allongés et se colorent fortement; parfois ils sont entourés d'une zone claire. On peut en voir dans les figures 1 et 4 de la Pl. IV (*cn.*).

On trouve aussi des cellules granuleuses amiboïdes, surtout à l'extrémité du bourgeon. Je ferai de ces cellules une étude à part dans le chapitre suivant.

L'endoderme des parties jeunes est formé par des cellules renfermant de nombreuses sphérules vitellines qui se colorent bien par la safranine, le violet de gentiane. De plus, le protoplasme est finement granuleux. Dans les parties terminales du bourgeon, les cellules endodermiques sont presque totalement dépourvues de leurs sphérules vitellines, sur une certaine longueur. Ces cellules vacuolaires ont les mêmes caractères que les cellules endodermiques des tentacules. Le noyau est entouré d'une petite quantité de protoplasme granuleux envoyant des tractus vers la périphérie. Lorsque la section est tangentielle, on a l'aspect d'une coupe de végétal, surtout lorsque les cellules sont complètement dépourvues de sphérules vitellines, ce qui n'est pas toujours le cas, car il peut en rester un nombre plus ou moins grand suivant l'âge du segment. Ce même aspect se retrouve d'ailleurs dans l'ectoderne et dans l'endoderme des parties âgées lorsque la coupe est tangentielle. La figure 1 de la Pl. IV montre ces cellules endodermiques vacuolaires des parties âgées, mais la coupe passe par l'axe. Je dois noter une particularité, c'est que de place en place on trouve, comme il est représenté dans cette figure, de grands espaces vides à peu près semicirculaires. On y remarque parfois un noyau plus ou moins altéré et une ou deux sphérules.

Il existe aussi des cellules glandulaires dans l'endoderme des tiges jeunes et âgées, mais, dans ces dernières, elles tranchent nettement par suite de la coloration plus ou

moins intense qu'elles prennent, tandis que dans les parties jeunes elles se distinguent difficilement au milieu des autres cellules endodermiques fortement colorées. Ces cellules glandulaires sont ovales et le plus souvent ne viennent pas en contact avec la lamelle de soutien en dehors, mais concourent à limiter la cavité du corps en dedans. Leur noyau est toujours situé dans la partie externe ; le nucléole est plus volumineux que dans les noyaux des cellules ordinaires ; leur protoplasme se colore en gris par l'hématoxyline au fer. Ces cellules affectent deux états : les unes montrent dans leur partie interne un petit nombre de sphérules colorées en violet foncé par le même colorant (Pl. IV, fig. 3) ; dans les autres (Pl. IV, fig. 2), ces granulations ont disparu et l'on voit à leur place des vacuoles un peu moins foncées que le fond. On rencontre des intermédiaires entre ces deux sortes de cellules, car on voit des cellules glandulaires renfermant à la fois des sphérules foncées et des vacuoles. Les cellules glandulaires sont analogues à celles décrites par Pauly [: **02**] chez le *Cordylophora lacustris* Allm.

On aperçoit aussi parfois des cnidoblastes dans les cellules endodermiques. Les uns présentent le même aspect que ceux trouvés dans l'ectoderme, tandis que les autres paraissent avoir subi une altération due sans doute à un commencement de digestion. Je pense qu'on doit d'après cela chercher l'origine de ces cnidoblastes endodermiques dans l'ectoderme, avec d'autant plus de raison qu'on voit, en certains points, des cnidoblastes qui sont engagés à travers la membrane de soutien comme il est représenté (Pl. IV, fig. 4). Il y a donc une émigration des cnidoblastes de l'ectoderme dans l'endoderme.

Enfin on rencontre aussi dans les cellules endodermiques de la cavité digestive des hydranthes des enclaves assez volumineuses, jaunâtres (Pl. IV, fig. 5, *d.*) qui sont, je pense, les substances de déchet que je signale (p. 92-93), et qui sont destinées à être rejetées au moment de l'épanouissement de l'hydranthe.

On trouve dans la cavité digestive de l'hydrocaule des cor-

puscules de diverses sortes. Les uns sont des masses jaunâtres analogues aux substances de déchets signalées dans le paragraphe précédent; les autres sont vraisemblablement des cellules endodermiques détachées, car on y distingue le noyau et aussi les sphérules vitellines. Mais ce que l'on rencontre en plus grande quantité ce sont des sphérules isolées analogues à celles qui existent dans les cellules endodermiques, mais dont la coloration est moins intense (Pl. IV, fig. 6, *s.*). On trouve aussi des corps nucléiformes avec un karyosome central ou excentrique (*c.*, c_1, c_2). Ces corps nucléiformes diffèrent cependant des noyaux ordinaires par ce fait qu'ils se teintent en entier par les substances colorantes, par suite de la diffusion de la substance chromatique dans le suc nucléaire. Leur volume est aussi plus considérable. Dans certains (c_1, c_2), on aperçoit des vacuoles, d'autres montrent une fragmentation du karyosome (c_4). Il y a de ces corpuscules (c_3) qui ne montrent que des vacuoles sans trace de karyosome. Les cnidoblastes (*cn.*) ne sont pas rares et beaucoup sont altérés. Tous ces corps abondent également dans la cavité digestive de l'hydranthe. Il est probable que parmi ces différents corpuscules il y en a qui proviennent des proies saisies et ingérées par les hydranthes.

Tous ces corpuscules sont analogues à ceux que Klaatsch ['**84**] a décrits et figurés dans le *Clytia Johnstoni* Ald. Gast et Godlewski [:**03**] ont observé de semblables corpuscules dans la cavité digestive du *Pennaria Cavolinii* Ehrbg., après la dégénérescence des hydranthes. Chez l'O. *dichotoma* les corpuscules ont la même origine; ils proviennent de la destruction des hydranthes qui se résorbent après leur mort; mais aussi ils sont dus à ce que certaines cellules endodermiques se vident complètement, comme le témoignent les solutions de continuité signalées plus haut dans l'endoderme. On voit même dans certaines de ces cellules vides un noyau qui offre les caractères des corps nucléiformes de la cavité digestive, mais qui présente cependant un moindre volume (Pl. IV, fig. 1).

La structure histologique des stolons ne diffère pas essentiellement de la structure de la tige. On y trouve les mêmes éléments, mais dans l'ectoderme des stolons jeunes les cellules granuleuses amiboïdes que je décris dans le chapitre suivant sont plus nombreuses que dans les tiges jeunes. Par contre, l'ectoderme renferme peu de cnidoblastes qu'on rencontre aussi accidentellement dans l'endoderme. Les noyaux des cellules ectodermiques se divisent le plus souvent, comme dans la tige, par voie directe, ce qu'indiquent les karyosomes étranglés (Pl. IV, fig. 7, *n.*) et les noyaux à deux karyosomes (*n'*). Cependant, on rencontre quelques divisions karyokinétiques. La division paraît se faire quelquefois d'une façon intermédiaire que je décris plus bas. On trouve aussi en certains points des stolons de très petits noyaux dont quelques-uns montrent deux karyosomes (Pl. IV, fig. 7).

Les cellules endodermiques renferment une quantité de sphérules vitellines (Pl. IV, fig. 8, *en.*), sauf toutefois à l'extrémité même où ces cellules sont vides et vacuolaires, comme dans les bourgeons jeunes (Pl. IV, fig. 9). Les cellules endodermiques extrêmes des stolons latéraux offrent ce caractère de très bonne heure, presque immédiatement après leur apparition sur le stolon mère, ce qui n'est pas le cas du bourgeon de gastroméride. Cette particularité tient sans doute à la croissance plus rapide des stolons. On trouve, de même que dans la tige, des cellules glandulaires mais en petit nombre. Dans la cavité digestive existent les mêmes corpuscules que ceux précédemment étudiés.

Les sphérules vitellines accumulées dans les cellules endodermiques doivent être considérées comme des réserves qui sont utilisées dans les développements ultérieurs. Dans les tiges, elles servent à la formation continuelle de nouveaux gastromérides ; dans les stolons, elles sont nécessaires à l'édification des jeunes hydrodèmes qui apparaissent de place en place sur ces stolons, dont les cellules se vident peu à peu et deviennent vacuolaires.

Division nucléaire intermédiaire entre la division directe et indirecte. — J'ai rencontré une fois dans un bourgeon de gastroméride né sur un stolon des divisions nucléaires particulières et tous les noyaux de ce bourgeon étaient en voie de division. Sans que la membrane nucléaire disparaisse, on voit tout d'abord la substance chromatique du karyosome se porter à la périphérie (Pl. IV, fig. 10); la partie centrale est alors faiblement colorée; puis la chromatine se rassemble aux deux extrémités du noyau et l'on a une sorte de fuseau montrant une masse chromatique à chaque extrémité (Pl. IV, fig. 11); ensuite la partie intermédiaire se fond dans le karyoplasme; le noyau possède alors deux karyosomes (Pl. IV, fig. 12) que chacun des noyaux filles emporte avec lui après étranglement et division du noyau mère. Les noyaux qui subissent cette sorte de division sont allongés dans le sens du fuseau (1).

Obelia geniculata L., **O. longissima** Pall. — On retrouve dans ces deux espèces les particularités histologiques que je viens de décrire dans l'*O. dichotoma*. Les cellules endodermiques des stolons d'*O. geniculata* et des propagules d'*O. longissima* sont bourrées de sphérules vitellines; mais les cellules endodermiques de l'extrémité des stolons de la première espèce ne sont vides que dans les stolons un peu âgés, tandis que chez l'*O. dichotoma* cet état est acquis de très bonne heure. Dans les propagules d'*O. longissima* toutes les cellules endodermiques sont bourrées de sphérules vitellines sans exception. Chez ces deux espèces, les cellules ectodermiques des stolons et des propagules jeunes sont finement granuleuses, mais en outre elles montrent des sphérules vitellines qui n'existent pas chez l'*O. dichotoma* (Pl. IV, fig. 14, *ect.*). On distingue très nettement ces sphérules des granulations plus ou moins grosses des cellules granuleuses amiboïdes qui sont abondantes dans ces propagules et ces stolons. En effet,

(1) Le réseau représenté dans les figures 10, 11, 12 (Pl. IV) est plus accusé qu'il ne l'est en réalité.

ces granulations possèdent la propriété d'être solubles dans les réactifs fixateurs acides qui ne dissolvent pas les sphérules vitellines. Les cellules (*c. ex.*) qui les renfermaient montrent alors des travées protoplasmiques limitant des espaces vides, dans lesquels se trouvaient les granulations, avant l'action du réactif.

L'ectoderme renferme des cnidoblastes qui peuvent passer dans l'endoderme ; celui-ci possède également des cellules glandulaires.

Les noyaux des cellules ectodermiques montrent la division directe. J'ai également observé dans les stolons d'*O. geniculata* et les bourgeons de gastromérides d'*O. longissima*, nés sur les propagules fixées, quelques noyaux qui montraient la division particulière décrite plus haut.

La cavité digestive chez ces deux espèces renferme aussi des corpuscules dus à la désagrégation des tissus. La figure 13 (Pl. IV) montre l'aspect de ces corpuscules chez l'*O. longissima*, et l'on reconnaît nettement dans deux de ces corpuscules un noyau avec son karyosome. Dans les bourgeons qui sont en train de se résorber, on voit les cellules granuleuses de l'ectoderme qui ont passé dans la cavité digestive.

Campanularia angulata Hcks. — Les cellules ectodermiques et endodermiques des rameaux propagulaires présentent les mêmes caractères que celles des stolons et des propagules des précédentes espèces. Les cellules ectodermiques sont finement granuleuses et les cellules endodermiques possèdent de nombreuses sphérules vitellines, sauf toutefois à l'extrémité. Dans certains points de l'ectoderme, on trouve une grande quantité de petits noyaux qui mesurent environ 2 μ, tandis que les noyaux ordinaires ont environ 4 μ. Ces petits noyaux montrent un karyosome réduit à un point ou bien une sorte de réseau chromatique. On voit aussi de place en place des noyaux à deux karyosomes ou à un seul étranglé en son milieu, début de la division nucléaire directe. Dans

l'ectoderme, on trouve aussi une grande quantité de cellules granuleuses amiboïdes (Pl. V, fig. 1, 2, *c. ex.*) et quelques cnidoblastes. L'endoderme montre des cellules glandulaires. Parfois mais très rarement, j'ai trouvé des cellules amiboïdes à l'intérieur de l'endoderme, à l'extrémité même du rameau. Je pense qu'elles ont traversé la lamelle de soutien et ont ainsi émigré vers l'intérieur (Pl. V, fig. 1). Ces migrations d'éléments ne sont pas rares chez les Hydroïdes; les cellules sexuelles peuvent, en effet, traverser la membrane de soutien, comme l'ont montré Weissman ['**83**] et les auteurs qui après lui se sont occupés de l'origine des produits sexués.

Dans la cavité digestive, on trouve aussi de nombreux corpuscules qui proviennent de la désagrégation des cellules endodermiques ou de la résorption de certaines parties de la colonie. On y trouve parfois des restes des cellules granuleuses amiboïdes de l'ectoderme. Ces corpuscules s'accumulent parfois en grande quantité à l'extrémité même du rameau où ils forment un amas important qui masque les limites internes des cellules endodermiques dont on aperçoit les noyaux dans la partie profonde (Pl. V, fig. 2).

Les stolons qui proviennent de la fixation de ces rameaux propagulaires ont la même structure, et leurs cellules endodermiques sont bourrées de sphérules vitellines, sauf toutefois à leur extrémité, où elles sont plus ou moins vacuolaires.

Il s'agit de voir par suite de quelle transformation histologique le rameau propagulaire se courbe en crochet ou en hameçon à son extrémité distale. Au début, lorsque le rameau propagulaire est droit, les cellules ectodermiques de l'extrémité sont allongées radialement et vont régulièrement en décroissant au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'extrétrémité (Pl. V, fig. 1); la courbure s'obtient par l'aplatissement des cellules ectodermiques dans le sens tangentiel du côté convexe et dans le sens radial du côté concave. Les cellules de ce côté sont très allongées et très serrées les unes contre les autres, et leur noyau se trouve à des hauteurs

différentes (Pl. V, fig. 2). On observe une disposition analogue dans les propagules de l'*O. geniculata*, lorsqu'elles sont courbées au sommet, comme cela arrive quelquefois.

Campanularia flexuosa Hcks. — Les stolons de cette espèce présentent la même structure histologique que ceux de l'*Obelia dichotoma*, mais on rencontre dans l'ectoderme une grande quantité de cnidoblastes (Pl. V, fig. 3, *cn.*) qui ne se trouvent qu'accidentellement dans les stolons d'*O. dichotoma*. Il existe aussi un assez grand nombre de noyaux à deux karyosomes. Les cellules granuleuses amiboïdes (*c. ex.*) sont nombreuses. Les cellules endodermiques renferment une grande quantité de sphérules vitellines; sauf à l'extrémité où les cellules sont vacuolaires et vides en partie, comme chez l'*O. dichotoma* (Pl. V, fig. 3). On trouve dans cette région de l'endoderme des cellules granuleuses amiboïdes qui, de même que chez le *C. angulata*, ont passé de l'ectoderme dans l'endoderme, à travers la membrane de soutien. Ces cellules se sont insinuées entre les cellules endodermiques (Pl. V, fig. 3, *c. ex.*). Les granulations ne sont pas figurées, elles ont été dissoutes par les réactifs acides. On voit aussi des cnidoblastes dont la présence dans l'endoderme est sans doute due également à une migration venant de l'ectoderme.

Enfin, il existe dans la cavité digestive comme dans les espèces précédentes, des corpuscules ayant la même origine.

Sertularia pumila L., **Plumularia halecioïdes** Ald., **Bougainvillia ramosa** Bened., **Coryne sp.** — Chez ces différentes espèces les caractères histologiques des stolons ou des rameaux stoloniques sont à peu près les mêmes que chez celles examinées plus haut. Les cellules endodermiques sont absolument bourrées de sphérules vitellines, sauf toutefois dans les rameaux stoloniques du *Bougainvillia ramosa* où l'on n'en trouve qu'à la base; les cellules endodermiques de cette espèce sont cependant riches en protoplasme granuleux,

mais au sommet elles sont vacuolaires. Je n'ai pas trouvé ce caractère chez les autres espèces.

A l'extrémité des stolons du *S. pumila* obtenus par régénération, l'ectoderme est épais et formé de hautes cellules allongées, obliques (Pl. V, fig. 4), tandis que vers la base l'ectoderme est peu épais et formé de cellules courtes (Pl. V, fig. 5). Cet ectoderme renferme également des cnidoblastes (*cn.*). Les cnidoblastes existent aussi en grand nombre dans les stolons du *Coryne sp.* Chez cette espèce, on voit dans l'ectoderme des noyaux en voie de division directe.

Dans toutes ces espèces la cavité digestive contient des corpuscules analogues à ceux décrits plus haut; chez le *Plumularia halecioïdes*, leur accumulation est quelquefois telle que la cavité digestive est comblée et qu'on discerne difficilement les limites des cellules endodermiques.

CONCLUSIONS

En résumé, on voit que la structure des stolons et des propagules ne diffère pas de celle des parties jeunes de l'hydrocaule. Ce qu'on doit retenir surtout, c'est l'existence dans l'ectoderme granuleux de cnidoblastes et de nombreuses cellules amiboïdes qui passent parfois dans l'endoderme. On doit noter la présence de noyaux en voie de division. La division directe domine et l'on ne trouve qu'accidentellement la division indirecte ; mais il existe aussi un mode particulier de division des noyaux, division qui est intermédiaire entre les deux précédentes.

Dans les cellules de l'endoderme, il faut signaler la présence de nombreuses sphérules vitellines, sauf toutefois à l'extrémité de certains stolons où les cellules sont vacuolaires. Cette accumulation correspond à une mise en réserve de substances nutritives qui serviront aux développements ultérieurs. Enfin, il faut noter que la cavité digestive renferme de nombreux corpuscules qui proviennent de la résorption d'hydranthes morts ou de parties d'hydrocaule,

et sans doute aussi de la digestion de proies ingérées par les hydranthes. D'autres corpuscules doivent être considérés comme des substances de déchets.

CHAPITRE IV

CELLULES GRANULEUSES EXCRÉTRICES

HISTORIQUE

ALLMAN ['**72**] paraît avoir vu le premier des cellules granuleuses à l'extrémité des stolons de l'*Obelia dichotoma* L. Il dit, en effet, que « l'ectoderme est composé de cellules à peu près sphériques très distinctes avec un contenu clairement granuleux et de très peu de plasma intercellulaire. » Le dessin qu'il donne de ces cellules ne laisse aucun doute sur leur nature.

FRAIPONT ['**79-80**] signale ces cellules à l'extrémité libre de l'organe en vrille du *Campanularia angulata* Hcks., et voici ce qu'il en dit : « C'est dans son épaisseur (ectoderme) que l'on rencontre des éléments particuliers et caractéristiques. On prendrait tout d'abord ces corps pour des noyaux de forme irrégulière. Ces éléments sont relativement volumineux par la taille ; ils sont ovoïdes, sphériques, en forme de larmes ou tout à fait irréguliers, ils sont délimités par une membrane, ils contiennent à leur intérieur des granulations dont les contours sont aussi fort réfringents. Le carmin les colore comme des noyaux de cellules. » FRAIPONT, dans sa planche XXXIV, figure dans l'ectoderme du gonophore mâle une de ces cellules qu'il appelle « corpuscule de l'ectoderme ».

CLAUS ['**81**] signale une grande quantité de cellules granuleuses fusiformes dans l'ectoderme du *Campanopsis* Claus,

ainsi que dans le repli qui entoure la base des tentacules. Il les considère comme des cellules glandulaires.

Avec de Varenne ['82], nos connaissances sur ces cellules particulières se complètent. Il les étudie chez le *Campanularia angulata* Hcks., découvre leurs mouvements amiboïdes et leur noyau qu'il met en évidence au moyen de l'acide acétique. Il les trouve aussi dans le cœnosarque de toute la colonie. Il avoue son ignorance sur le rôle et la nature de ces éléments particuliers. Il retrouve ces mêmes éléments avec leurs mouvements amiboïdes dans un stolon du *Campanularia flexuosa* Hcks.

Mereschkowsky ['82] signale et figure des « glandes unicellulaires » en forme de bouteille dans les nématophores et la tige de l'*Aglaophenia pluma* L., de l'*Antennularia antennina* L. et de l'*A. ramosa* Lamk. La figure 12 (Pl. XXIX) montre que ces cellules sont abondantes dans les bourgeons qui doivent donner naissance à des hydranthes. Cet auteur ne mentionne pas de mouvements amiboïdes; le dessin qu'il donne de ces cellules montre bien qu'elles sont de même nature que celles du *C. angulata*.

Hamann ['82] figure (Taf. XXV, fig. 3) dans l'ectoderme du gonoclade du *Plumularia fragilis* Hamann, des cellules granuleuses dont il ne parle pas dans son texte.

Weissmann ['83] paraît avoir vu ces cellules granuleuses qu'il figure dans l'ectoderme de l'*Aglaophenia pluma* L. et les désigne dans la légende de la planche sous le nom de « gros noyaux de l'ectoderme ». Il les représente également dans l'ectoderme du *Gonothyræa Loveni* Allm.

Jickeli ['83] décrit et figure aussi des cellules ectodermiques granuleuses chez différentes espèces d'Hydroïdes : *Campanopsis sp.*, *Campanularia caliculata* Hcks., *Obelia plicata* Hcks. et dans un genre nouveau qu'il propose d'appeler *Kirchenpaueria* (Voy. *Plumularia echinulata*, p. 193). Aux cellules granuleuses du *Campanopsis*, il attribue un rôle glandulaire. Il donne le nom d' « *Inhaltskörper* » aux cellules granuleuses des autres espèces. Il identifie les « Inhaltskörper »

des *Campanularia caliculata* aux « corpuscules de l'ectoderme » de FRAIPONT. Après avoir dit qu'on pourrait être porté à les considérer comme d'énormes cellules ganglionnaires, il renonce à les assimiler aux cellules glandulaires du *Campanopsis* et repousse l'opinion que ce soient des produits de sécrétion ou des parasites. Il ne peut arriver à en déterminer la nature et les qualifie de *corps énigmatiques* (*räthselhafte Körper*). J'ajouterai que cet auteur n'a pas observé de noyau dans ces corps.

C'est par suite d'une confusion que j'ai cru [: **03** *a*] que JICKELI attribuait à ces cellules un rôle dans la formation du périsarque, chez l'*Obelia plicata* Hcks. et le *Plumularia halecioïdes* Ald. En réalité, l'auteur considère que ce sont les cellules ectodermiques qui prennent part à cette formation, d'accord en cela avec CIAMICIAN ['**79**]. Ces cellules sont d'abord très allongées et granuleuses, montrant par là leur fonction glandulaire, puis après la sécrétion elles deviennent aplaties et prennent les caractères des cellules recouvrantes (*Deckzellen*) habituelles. C'est l'indication du contenu granuleux de ces cellules qui me les avait fait confondre avec les « Inhaltskörper » que d'ailleurs JICKELI n'a pas observées chez le *Plumularia halecioïdes* Ald.

Plus récemment ZOJA ['**93** *a*] signale de son côté des cellules granuleuses chez différentes espèces d'Hydroïdes : *Sertularella polyzonias* L., *S. Gayi* Lamx., *Halecium tenellum* Hcks., *Aglaophenia pluma* L., *Gonothyræa* ; mais, d'après cet auteur, ces cellules seraient nettement colorées en vert. Il exclut l'idée que les granulations soient des Algues parasites et les rapproche à tort de cellules glandulaires observées par JICKELI ['**83**], dans l'ectoderme de l'*Eudendrium* (1). ZOJA ['**93**] a mentionné de même des cellules granuleuses dans une espèce nouvelle qu'il appelle *Umbrellaria Aloysii*.

A une époque récente, NUTTING [: **00**] signale dans les dactylomérides d'*Aglaophenia pluma* L. de Naples des

(1) Je n'ai eu connaissance de ce mémoire que par une analyse très succincte parue *in Arch. Ital. Biol.*, vol. XXI, p. 139.

cellules granuleuses qui par leur contenu et leurs mouvements ressemblent à celles que j'ai observées et à celles vues par Mereschkowsky dans la même espèce. Mais l'auteur, au lieu de les trouver dans l'ectoderme, les a observées dans l'endoderme. Peut-être y a-t-il là une erreur d'observation, bien facile à commettre lorsqu'on regarde la partie médiane de l'objet; ou bien peut-être s'agit-il de cellules granuleuses émigrées dans l'endoderme. J'ai constaté cette émigration sur des coupes chez le *Campanularia flexuosa* et le *C. angulata* (Voy. p. 66-67). Nutting représente aussi des cellules glandulaires dans le dactyloméride de l'*Antennularia Janini*; mais on ne peut dire, d'après l'examen de la figure qu'il donne, si ces cellules appartiennent à l'ectoderme ou à l'endoderme, car ces deux couches ne sont pas séparées.

Des cellules granuleuses semblables à celles des Hydroïdes existeraient dans l'ectoderme des Siphonophores d'après l'assertion de Claus ['**81**]. Willem ['**94**] figure de telles cellules sans les décrire dans l'ectoderme des palpons de l'*Apolemia uvaria* Eschz., de même que Schäppi ['**98**] (Taf. XXV, fig. 34-35) dans celui du *Forskalia Edwartsii*. Enfin il se peut que ce soient des cellules de même nature qui se trouvent dans les follicules d'une Acalèphe (*Nausithoe punctata* Köll.) étudiée par Hamann ['**83**].

OBSERVATIONS

Après que mon attention eut été attirée sur ces cellules, je les ai cherchées sur les espèces vivantes que j'ai reçues de Saint-Vaast et je les ai retrouvées dans toutes les espèces de Calyptoblastiques observées : *Obelia dichotoma* L., *O. longissima* Pall., *O. geniculata* L., *Campanularia angulata* Hcks., *C. flexuosa* Hcks., *Sertularia pumila* L., *Plumularia echinulata* Lamk. Dans ces différentes espèces je les ai étudiées sur le vivant. J'ai constaté que toutes ces cellules éprouvent des changements rapides de forme et présentent des mouvements amiboïdes très appréciables, ce qui n'avait

été observé par DE VARENNE ['82] que chez le *Campanularia angulata* et le *C. flexuosa*. J'ai mesuré la rapidité de leur déplacement chez trois de ces espèces en me servant du micromètre oculaire. Chez l'*Obelia dichotoma* j'ai observé un déplacement de 25μ,8 en une minute et demie. Une autre de ces cellules m'a donné une vitesse moindre, car elle n'a avancé que de 38μ,7 en quatre minutes, ce qui fait en moyenne 9μ,7 pour une minute, la première ayant avancé de 17μ,2 pendant le même temps. Chez le *Plumularia echinulata* une de ces cellules m'a donné un mouvement moins rapide et le déplacement n'a été que de 20μ,64 en cinq minutes, ce qui fait 4μ,13 par minute. Chez le *Campanularia angulata* le mouvement est aussi très net et dans le pédoncule des gastromérides l'espace parcouru et les changements de forme des cellules sont parfois visibles à l'observation au microscope; j'ai vu une de ces cellules effectuer en trois minutes un déplacement de 77μ,4, ce qui fait en moyenne 25μ,8 par minute. La figure 16 montre les différents chan-

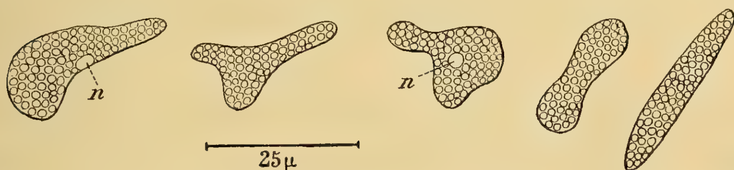


Fig. 16. — *Obelia geniculata* L. Différentes formes présentées successivement par une même cellule excrétrice amiboïde.

gements éprouvés par une même cellule granuleuse d'*O. geniculata* dans ses déplacements.

Chez l'*Obelia dichotoma*, l'*O. geniculata*, le *Campanularia angulata*, le *Plumularia echinulata*, on trouve deux sortes de cellules granuleuses ; les unes sont finement granuleuses et les autres à granulations assez grosses. Chez l'*Obelia geniculata*, les cellules à fines granulations sont particulièrement visibles dans l'ectoderme de l'extrémité des rameaux où elles ont une forme allongée (fig. 20). Chez le *Campanularia flexuosa*, l'*Obelia longissima*, je n'ai jamais rencontré que les

premières ; tandis que chez le *Sertularia pumila* je n'ai trouvé que les secondes.

La taille de ces cellules est assez variable et voici un tableau qui donne les chiffres moyens.

ESPÈCES OBSERVÉES.	CELLULES finement granuleuses.	CELLULES grossièrement granuleuses.
Campanularia angulata Hcks. . .	»	$\frac{35\ \mu}{16\ \mu}$
— *flexuosa* Hcks. . .	$\frac{19\ \mu}{12\ \mu}$	»
Obelia dichotoma L.	11 μ, $\frac{20 \text{ à } 25\ \mu}{6\ \mu}$	$\frac{20\ \mu}{13\ \mu}$
— *longissima* Pall	10 μ	»
— *geniculata* L.	$\frac{28\ \mu}{8\ \mu}$	10 μ
Sertularia pumila L.	»	11 μ
Plumularia echinulata Lamk. . .	$\frac{10\ \mu}{6\ \mu}$	10 μ

Les nombres mis sous forme de fraction indiquent que la cellule mesurée était ovale ; le numérateur exprime la longueur du grand axe et le dénominateur celle du petit. Quand il n'y a qu'un seul chiffre, il exprime la longueur du diamètre d'une cellule arrondie.

On voit par ce tableau que les cellules granuleuses les plus volumineuses existent chez le *Campanularia angulata*. C'est d'ailleurs chez cette espèce qu'on les a étudiées avec assez de détails pour la première fois ; c'est là aussi qu'elles sont le plus facile à voir.

Les cellules finement granuleuses sont plus difficiles à observer que les autres, mais toutes ces cellules se distinguent plus ou moins facilement grâce à leurs contours nets et à leurs granulations réfringentes. Les grosses granulations sont nettement limitées. Elles sont incolores. Parfois on remarque dans ces cellules un corps plus réfringent qui est

le noyau (fig. 16, *n*); mais ce noyau n'est pas facile à voir parce qu'il est presque toujours masqué par l'abondance des granulations. Il est très probable que dans les espèces où il existe deux sortes de cellules, les cellules à fines granulations ne sont que le stade jeune des cellules à grosses granulations. Ce qui vient à l'appui de cette hypothèse c'est que l'on trouve tous les passages entre les deux sortes de cellules quant à la taille des granulations.

Maintenant on doit se demander où l'on rencontre de telles cellules. Il est facile de répondre qu'on les trouve dans tout l'ectoderme de l'hydrodème, aussi bien dans celui des hydranthes (1) et des gonomérides que dans celui de l'hydrocaule et des stolons. Je ne les ai pas observées dans les méduses. Comme je l'ai déjà indiqué (p. 60 et suiv.), elles sont surtout très abondantes à l'extrémité des stolons et à l'extrémité des branches; mais ici, tout en étant nombreuses, elles le sont moins qu'à l'extrémité des stolons, c'est ce qu'indiquent les figures 17, 18, 19 et 20 qui représentent une coupe optique de l'extrémité d'un stolon et d'une branche chez l'*Obelia dichotoma* et l'*O. geniculata*. Chez le *Campanularia flexuosa* elles sont très abondantes, aussi bien à l'extrémité des branches qu'à l'extrémité des stolons; dans le *C. angulata* l'extrémité du rameau stolonique en est surtout riche. Chez le *Sertularia pumila* elles sont abondamment répandues partout, mais surtout à l'extrémité des stolons. Chez le *Plumularia echinulata* elles paraissent plus rares et sont plus difficiles à voir. Je les ai trouvées en grand nombre dans les gonoclades du *Campanularia flexuosa* et de l'*Obelia geniculata*.

Dans les colonies d'*Obelia dichotoma* qu'on a conservées pendant un certain temps en aquarium, dans les stolons qui ont produit une grande quantité de jeunes colonies, on

(1) Je les ai observées à la base des tentacules de l'hydranthe chez l'*Obelia dichotoma*, le *Campanularia angulata*, le *Plumularia echinulata*.

observe aussi de nombreuses cellules granuleuses et en certains points elles sont si nombreuses qu'elles se touchent et

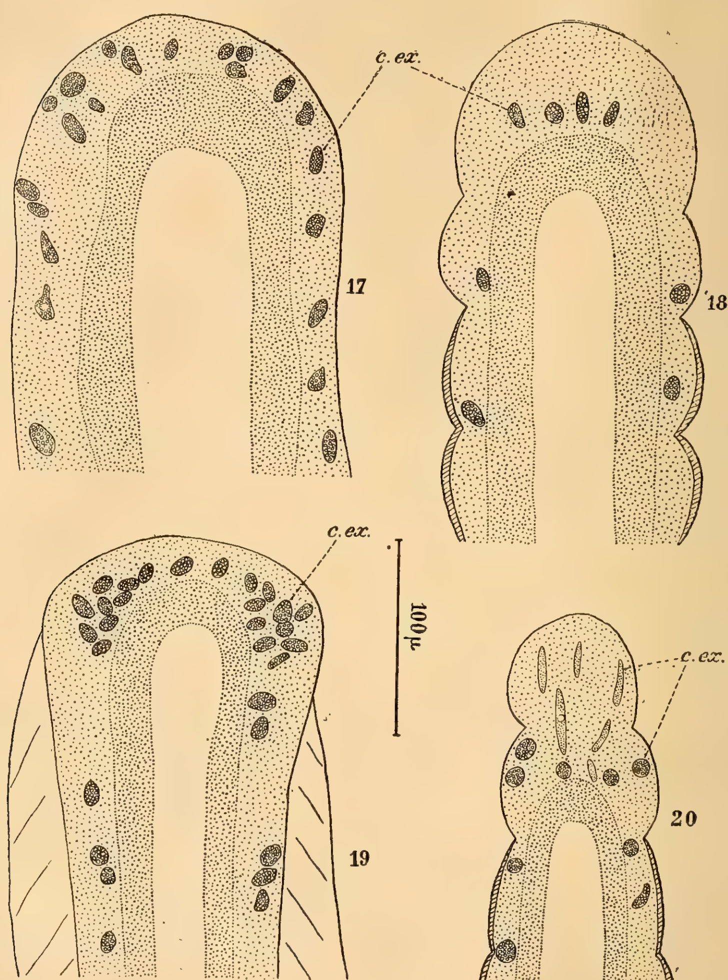


Fig. 17, 18, 19 et 20.

Fig. 17 et 18. — *Obelia dichotoma* L. Extrémités comparées d'un stolon et d'une branche. — Fig. 19 et 20. *O. geniculata* L. Id., *c. ex.*, cellules excrétrices.

concourent seules à la formation de l'ectoderme. A ce moment, elles sont d'autant plus faciles à observer que l'ectoderme et l'endoderme, qui étaient quelque peu opaques à l'état jeune, sont devenus absolument transparents par suite de la perte des

substances nutritives qu'ils renfermaient. J'ai observé le même fait dans les colonies âgées du *Campanularia angulata*, aussi bien dans le cœnosarque général que dans l'ectoderme des hydrantophores et des rameaux propagulaires, alors que les tissus avaient perdu de leur opacité; il en est de même chez le *Plumularia echinulata*.

Les cellules granuleuses que j'ai observées chez les espèces citées plus haut sont identiques à celles signalées par les différents auteurs. Mais quel en est le rôle? J'avais pensé tout d'abord qu'il s'agissait de cellules où s'étaient accumulées des substances de réserve devant servir au développement des jeunes hydrodèmes sur les stolons. Mais les observations que je viens de rapporter en dernier lieu sont en contradiction absolue avec cette hypothèse. Les cellules granuleuses, bien loin de disparaître dans les vieilles colonies et les stolons âgés où toutes les réserves sont épuisées, deviennent plus nombreuses. On ne saurait donc leur attribuer un rôle dans la nutrition de l'hydrodème. S'il en était ainsi, elles devraient diminuer et non augmenter avec l'âge de la colonie considérée. Je pense donc que ces cellules sont des *cellules glandulaires excrétrices*. Dans ces cellules s'accumulent les substances de déchets dues à l'activité physiologique. Cette hypothèse explique très bien l'abondance de ces cellules granuleuses à l'extrémité des rameaux et des stolons dont le développement est rapide, et où par conséquent les produits de désassimilation se forment en grande quantité; dans les stolons dont le développement est plus rapide, les cellules sont aussi plus nombreuses. Enfin, dans les colonies et les stolons âgés le fonctionnement vital a naturellement déterminé la formation d'une grande quantité de déchets; aussi n'est-il pas étonnant de voir ces cellules granuleuses abonder dans les parties âgées. La présence d'un grand nombre de ces cellules chez le *S. pumila* s'explique très bien, car cette espèce a une croissance limitée et a une vie très longue pendant laquelle se forment beaucoup de substances de déchet.

On comprend également que ces cellules granuleuses s'accumulent dans l'ectoderme des gonoclades, le métabolisme cellulaire étant intense dans ces parties de l'hydrodème et entraînant l'accumulation de substances de désassimilation. L'excrétion chez les Hydroïdes, du moins chez les Calyptoblastiques, semble donc localisée dans l'ectoderme dont certaines cellules deviennent excrétrices; mais ces cellules ne peuvent se vider ni au dehors ni au dedans. Le périsarque au dehors leur oppose une barrière infranchissable et ce n'est que dans des cas très rares que ces cellules trouvent une issue vers le dedans, en traversant la membrane de soutien, comme je l'ai observé chez le *C. angulata* et le *C. flexuosa*. Les cellules sont donc obligées de s'accumuler dans l'ectoderme.

Dans le but d'appuyer l'hypothèse que je viens de faire et de la vérifier, j'ai cherché à déterminer la nature chimique de ces granulations; mais, malgré les excellents conseils de M. G. Bertrand de l'Institut Pasteur, je ne suis arrivé à aucun résultat permettant d'affirmer la présence de tel ou tel corps. J'exposerai cependant l'action des différents réactifs que j'ai utilisés. Tout ce que je vais avancer s'applique au *Campanularia angulata* et a été exécuté sur des tissus frais.

Si l'on fait agir l'eau distillée simplement, sur un rameau propagulaire, on voit les granulations des cellules se dissoudre et disparaître; il en est de même si l'on fait agir les acides acétique, sulfurique, azotique, chlorhydrique à 1 p. 100. Avec ces acides les granulations s'évanouissent peu à peu, la cellule devient turgescente, puis éclate. Sous l'influence d'une solution de carbonate de sodium, ces cellules s'arrondissent; leurs granulations, loin de disparaître, deviennent au contraire plus apparentes. Ni la soude à 1 p. 100, ni l'ammoniaque étendue ne dissolvent ces granulations. L'emploi de ces réactifs et surtout de la soude, permet de déceler la présence de ces cellules avec la plus grande facilité, car ces caustiques

font disparaître tous les tissus et il ne reste à l'intérieur du périsarque que les cellules granuleuses qui tranchent par leur réfringence. Ces granulations ne sont pas non plus solubles dans l'alcool, le chloroforme, l'éther, la benzine et le xylol.

J'ai cherché si ces granulations n'étaient pas formées d'une substance minérale. Dans ce but, j'ai calciné à l'abri d'un courant d'air, un rameau stolonique, sur une lame de mica, jusqu'à destruction complète de la matière organique; j'ai obtenu un résidu minéral formé de granulations amorphes disséminées sans ordre, plus abondantes cependant à la périphérie. Je n'ai pas trouvé de groupements pouvant être considérés comme les résidus des cellules granuleuses. Le contenu de ces cellules n'est donc pas de nature minérale et les granulations sont formées par une substance organique.

J'ai d'ailleurs cherché en outre s'il y avait du calcium ou de l'acide phosphorique; mais l'action de l'acide sulfurique ne m'a pas donné les cristaux aciculaires caractéristiques du sulfate de calcium, pas plus que le réactif nitromolybdique ne m'a donné de précipité jaune de phosphomolybdate d'ammoniaque.

La réaction de la murexide ne m'a donné aucun résultat. Ces granulations ne sont donc pas des urates.

Enfin, j'ai fait agir une solution d'iode dans l'iodure de potassium à 2 p. 100; les cellules granuleuses montrent pour l'iode une électivité un peu plus grande que les autres cellules; aussi ce qu'on peut affirmer, c'est que ces granulations renferment une substance azotée.

J'ajouterai que les acides étendus dissolvent aussi les granulations des cellules granuleuses de l'*O. dichotoma*, *S. pumila*, *P. echinulata*. Faute d'autre matériel vivant, je me suis borné à ces espèces.

J'ai cherché en outre, par la méthode des coupes et des colorations sur lame (1), à retrouver ces cellules dans cer-

(1) La coloration qui m'a donné les meilleurs résultats est celle obtenue avec la safranine anilinée, suivie d'une décoloration avec l'alcool chlorhydrique (1 goutte pour 100^{cc}).

taines des espèces que j'avais fixées pour les études histologiques. Je les ai cherchées en particulier dans les espèces où elles avaient été signalées par divers auteurs et je les ai retrouvées dans le *Sertularella polyzonias* L., le *Gonothyræa Loveni* Allm., l'*Aglaophenia pluma* L., l'*Antennularia ramosa* Lamk., mais en outre je les ai rencontrées chez l'*Halecium sessile* Norm., l'*H. halecinum* L., l'*Hydrallmania falcata* L., le *Thujaria cupressina* L., le *T. abietina* L., le *Plumularia halecioïdes* L., le *P. setacea* Ellis, où elles n'avaient pas été indiquées. J'ai pu constater chez l'*Halecium sessile*, l'*H. halecinum*, le *Gonothyræa Loveni* que ces cellules sont nombreuses dans l'ectoderme des gonoclades, même au point où il est très aminci. On trouve aussi ces cellules en très grande quantité dans la tige principale du *Thujaria cupressina*. Ces observations concordent avec celles faites sur les animaux vivants.

Ces cellules granuleuses existent donc chez de nombreuses espèces appartenant à différents genres de Calyptoblastiques. On peut, je crois, admettre la généralité de leur présence dans ce groupe.

Je les ai cherchées en vain chez les Gymnoblastiques, tant sur les animaux vivants (*Coryne vaginata* Hcks.) que sur des espèces fixées (*Endendrium ramosum* L., *Bougainvillia ramosa* Bened.).

Les granulations de ces cellules se colorent par les réactifs les plus divers, mais la coloration dépend de l'altération plus ou moins grande déterminée par les liquides fixateurs. Lorsque le fixateur a agi pendant longtemps, les granulations ont été complètement dissoutes et l'on n'aperçoit plus qu'un réticulum protoplasmique plus ou moins régulier, comme le montrent les figures 6, 7, 8 (Pl. V), qui représentent des cellules excrétrices vides de l'*Obelia dichotoma*, du *Campanularia angulata* et du *C. flexuosa*. Dans cet état, ces cellules peuvent très bien passer inaperçues, mais lorsqu'on est prévenu, on peut encore facilement constater leur présence. Lorsque l'action

du fixateur a été d'une durée moindre, on peut apercevoir dans les coupes les granulations des cellules excrétrices, mais elles ne fixent pas la matière colorante; au contraire, lorsque le fixateur a agi très peu de temps, les granulations n'ont pu se dissoudre et ne sont pas sensiblement altérées; elles se colorent alors d'une façon intense par l'hématoxyline au fer, la cochenille et le carmin alunés; l'électivité pour ces colorants est si grande que les granulations paraissent noires.

Le noyau peut être placé contre la périphérie (Pl. V, fig. 6, 8, 9, 10) ou bien être situé au centre du réticulum (Pl. V, fig. 7), mais il n'atteint pas la taille des noyaux des autres cellules, c'est ce que montrent les figures 9 et 10 (Pl. V), qui représentent deux cellules granuleuses de l'ectoderme, l'une du *Campanularia angulata*, l'autre de l'*O. dichotoma*.

Dans le but d'étudier l'action des colorants basiques et acides, j'ai employé comme fixateur l'alcool, qui ne dissout pas les granulations. Après ce traitement, celles-ci se colorent aussi bien par certains colorants acides que par des colorants basiques. Avec l'orange G (1), la fuchsine acide, le rouge Bordeaux, on a une forte coloration, de même qu'avec la safranine, et le violet de gentiane. Par contre, le lichtgrün ne donne qu'une faible coloration verte et l'on distingue mal les granulations. Parmi les colorants qui ne se fixent pas sur ces granulations on peut citer l'éosine, la thionine. Cependant, avec ce dernier colorant, après l'action du lichtgrün, j'ai obtenu pour certaines cellules une coloration bleu foncé, tandis qu'à côté les mêmes cellules montraient une coloration verte. Le lichtgrün pour les premières a agi à la façon d'un mordant. Le bleu polychrome d'Unna avec mordançage à l'aide du « Glycerinäthermischung » donne une très faible coloration verdâtre.

(1) Pausinger [:00] qui a observé la présence de cellules granuleuses chez l'*Aglaoplenia pluma* indique également l'électivité des granulations pour l'orange.

La taille des granulations est assez variable avec les espèces et voici un tableau qui indique le diamètre maximum observé exprimé en μ :

NOMS DES ESPÈCES.	DIAMÈTRE des granulations des cellules excrétrices.
Hydrallmania falcata L.	4,6
Halecium halecinum L.	2,7 $\frac{2,7}{1,25}$.
Obelia dichotoma L.	2,5
Aglaophenia pluma L.	2,1
Thujaria cupressina L.	2,1
Gonothyræa Loveni Allm.	2,1
Campanularia angulata Hcks.	1,9
Plumularia setacea Ellis.	1,66
— *halecioïdes* Ald.	1,25
Sertularella polyzonias L.	1,25

Chez l'*Halecium halecinum*, les granulations sont parfois ovales et le rapport placé dans le tableau donne par son numérateur la longueur du grand axe et par son dénominateur celle du petit axe.

CONCLUSIONS

En résumé, il existe dans l'ectoderme des Hydroïdes calyptoblastiques des cellules migratrices à mouvements amiboïdes. On les trouve en abondance dans les tiges âgées ou bien dans les endroits où le métabolisme cellulaire est intense (gonoclades, extrémités des stolons et des bourgeons en voie d'accroissement). Dans ces cellules se voient des granulations qui doivent être considérées comme des produits d'excrétion dont la nature chimique n'a pu être déterminée. Ces granulations sont solubles dans l'eau et les acides étendus (1 p. 100), mais insolubles dans les alcalis, l'alcool, le xylol, la benzine, le chloroforme et l'éther. Elles se teintent fortement par certains colorants basiques ou acides.

Ces cellules ne paraissent pas exister chez les Hydroïdes gymnoblastiques.

CHAPITRE V

RÉGÉNÉRATION

HISTORIQUE

Trembley [1744] montre qu'il est possible de partager une Hydre d'eau douce en un certain nombre de segments dont chacun est capable de reproduire l'organisme entier ; mais cependant les tentacules séparés n'ont pas cette faculté, tandis que l'extrémité distale munie de ses tentacules et même une partie seulement avec deux ou trois tentacules sont capables de reproduire le polype en entier. On peut considérer ces mémorables expériences, remarquables pour l'époque, comme le point de départ de tous les essais de régénération qui ont été faits tant sur les Hydroïdes que sur les autres animaux. Il était donc de toute nécessité, au début d'un chapitre sur la régénération, de les rappeler, mais je n'ai pas l'intention de citer tous les auteurs qui se sont occupés de la régénération. Je n'indiquerai que les principaux résultats de quelques auteurs, et encore me bornerai-je aux Hydroïdes, renvoyant au traité de Morgan [:01] sur la régénération pour plus amples renseignements.

Les expériences de Trembley sur l'Hydre ont été reprises et complétées par différents naturalistes. Quelques-uns ont discuté sur le pouvoir de régénération des tentacules de l'Hydre ; certains, comme Rösel de Rosenhoff [1755], Engelmann ['78], Marshall (W.) ['82], obtinrent un polype à l'aide de tentacules isolés, tandis que Nussbaum ['87], Ischikawa ['90] et Peebles ['97] n'observèrent aucune régénération. Peebles montra que la faible taille des tentacules n'y est pour rien contrairement à l'opinion de Weissmann ['90]. Cet auteur pensait, en effet, que les résultats positifs obtenus par

Engelmann et Marshall étaient dus à la grande taille des espèces utilisées et qu'au contraire l'absence de régénération dans les expériences de Nussbaum et Ischikawa tenait au faible volume des tentacules.

Dalyell ['**47**] montra que les hydranthes de certains Hydroïdes (*Tubularia indivisa* L., *T. Larynx* Ell. Sol., *Eudendrium rameum* Pall., *Sertularella polyzonias* L.) peuvent se reformer après leur mort. Chez le *Tubularia indivisa* il observa la formation de six hydranthes successifs de novembre à avril. Il obtint également des régénérations après avoir pratiqué des sections sur diverses espèces. Après des sections successivement répétées, il put obtenir vingt-deux hydranthes sur le même segment de *Tubularia indivisa* dans l'espace de cinq cent cinquante jours. Il observa que l'hydranthe pouvait se développer aussi bien à l'extrémité orale qu'à l'extrémité aborale. Dalyell étudia de même la régénération du *Plumularia pinnata* L. et de l'*Antennularia ramosa* Lamk.

Van Beneden ['**67**] observa également le remplacement, par régénération après leur mort, des hydranthes du *Tubularia coronata* Abilg. (*Tubularia larynx* Ell. Sol. pour Allman ['**72**]) et il signale le développement d'un hydranthe à l'extrémité proximale d'un fragment de *Cordylophora lacustris* Allm.

Loeb ['**91**] a montré que des parties de l'hydrocaule du *Tubularia mesembryanthemum* Allm. implantées dans le sable produisent des hydranthes à l'extrémité qui baigne dans l'eau, qu'elle soit orale ou aborale. Lorsque le segment est suspendu dans l'eau par son milieu il se forme un hydranthe à chaque extrémité. La régénération est empêchée si les deux extrémités sont enfoncées dans le sable.

Loeb étudia également la régénération de l'*Aglaophenia* et tandis que sur la surface de section basale (proximale) il se développait toujours un stolon, qu'elle soit dirigée vers le bas ou vers le haut, il apparaissait une hydrocaule ou un stolon sur la section apicale (distale). Cet auteur obtint un développement d'hydrocaule sur la surface distale cou-

pée de l'*Eudendrium* (*racemosum?*) et du *Sertularella* (*polyzonias?*)

L'année suivante Loeb ['92] montra l'influence de la pesanteur sur la régénération de l'*Antennularia antennina* L. Il obtint toujours des stolons sur la section dirigée vers le bas, quelle que soit l'extrémité sectionnée; au contraire, une hydrocaule apparaissait sur la section dirigée vers le haut. Il examine dans le même travail les causes internes de la formation de l'hydranthe chez le *Tubularia mesembryanthemum* Allm. et se trouve amené à penser qu'une substance particulière rouge, qui apparaît dès le début dans le segment en voie de régénération, doit jouer un certain rôle dans ce phénomène.

Davenport ['94] étudia la régénération de l'*Obelia commissuralis* à différents niveaux et observa des régénérations semblables à ces plans différents.

Bickford ['94] fit une série d'observations sur la régénération du *Tubularia tenella* Ag. et montra que l'hydranthe se forme à l'intérieur du périsarque par transformation directe d'une portion de tige. Cet auteur obtint de même que Loeb un hydranthe à chaque extrémité pourvu que le segment soit suffisamment long, autrement il ne s'en développait qu'un; lorsque les segments étaient très petits, il apparaissait un hydranthe incomplet qui ne se complétait pas ultérieurement.

Loeb ['96] étudia l'action de la lumière sur la régénération de l'*Eudendrium racemosum* Cavol. et vit que la formation des hydranthes ne se produit que lorsque les colonies sont exposées à la lumière; dans l'obscurité il ne s'en produit pas ou très peu, tandis que la formation des stolons paraît aussi active qu'à la lumière. Loeb essaya aussi l'effet de lumières colorées sur la régénération de cette même espèce, et il conclut de ses expériences que les rayons les plus réfrangibles (bleu) agissent comme la lumière du jour, tandis que les rayons les moins réfrangibles (rouge) agissent comme l'obscurité.

Driesch ['**97**] étudia la régénération chez les Tubulaires dans diverses conditions. Il observa en particulier que la formation d'un hydranthe à l'extrémité aborale est retardée par le développement d'un hydranthe à l'extrémité orale. Plus tard, le même auteur [**:00**] confirma les données de Loeb ['**91**], à savoir que les hydranthes se forment plus tôt à l'extrémité aborale et d'autant plus tôt que les segments sont plus distaux. Dans ces deux mémoires et aussi dans un troisième [**:01**] où il s'occupe en particulier du nombre des tentacules que possèdent les hydranthes régénérés, il a observé comme Loeb l'apparition et la circulation d'un pigment rouge qui s'amasse sous forme de boules aux extrémités où a lieu la régénération. Il fait jouer à cette substance rouge un rôle important dans la formation de l'hydranthe.

Peebles ['**98**] a étudié l'effet de la température sur la régénération de l'*Hydra viridis* L. et l'*H. grisea*.

Peebles [**:00**] montra plus tard que des segments de *Podocoryne* ou d'*Hydractinia* régénèrent un hydranthe à l'extrémité orale et un stolon ou un hydranthe sur l'extrémité aborale; beaucoup de segments produisent un hydranthe à chaque extrémité. Certains segments de ces mêmes espèces placés dans des vases dont l'eau n'est pas renouvelée donnent des stolons qui s'étendent dans toutes les directions; sur ces stolons se forment de nouveaux polypes. L'auteur indique que l'absence de lumière retarde la régénération chez l'*Eudendrium* et réduit le pourcentage des nouveaux hydranthes du *Pennaria*, tandis que la régénération du *Tubularia* et du *Bougainvillia* n'est pas affectée par cette absence de lumière.

Loeb [**:00**] étudie la façon dont se comportent des morceaux de colonies de Campanulaire placés sur le fond d'un vase; il remarque que tous les polypes qui touchent le verre sont peu à peu résorbés; il suit pas à pas ces phénomènes de dégénérescence pendant lesquels se développent des stolons. Il observe également que les tiges qui naissent sur des stolons fixés sur une paroi verticale ont toutes une position horizontale et manifestent ainsi un stéréotropisme négatif.

Morgan [:**01**] signale d'après Loeb (1) l'action de contact chez le *Margelis carolinensis* qui, placé dans un vase et conservé sans agitation, développe des stolons aux points de contact avec le fond du vase et cela, même à l'extrémité distale ; sur les parties qui ne sont pas en contact avec le vase apparaissent des hydranthes. D'après le même auteur, le *Pennaria tiarella* se comporterait de même.

Stevens [:**01**] étudie la régénération du *Tubularia mesembryanthemum* Allm. et observe que la division des cellules ectodermiques et endodermiques joue un rôle important dans la formation de l'hydranthe, contrairement à ce qu'avait avancé Bickford ['**94**]. De plus, cet auteur montre ce qu'il confirme plus tard [:**02**] dans une étude plus complète, à savoir que la substance rouge considérée comme formative par Loeb et Driesch n'est qu'une substance de déchet éliminée par l'hydranthe après son épanouissement.

Ce même auteur [:**02** *a*] conclut de ses observations que la pesanteur, contrairement aux recherches de Loeb ['**92**], n'a aucune influence sur la régénération de l'*Antennularia ramosa* Lamk. Morgan [:**01**] avait précédemment indiqué, d'après ses propres expériences, que l'action de la pesanteur chez cette même espèce n'est pas aussi constante que les résultats de Loeb l'indiquent. Stevens observa également que les segments provenant des régions inférieures et supérieures de la colonie avaient une tendance à développer des hydrocaules, tandis que ceux des régions moyennes formaient habituellement des stolons. Enfin, cet auteur admet que, du moins au début, il n'y a pas formation de nouveaux tissus et que la régénération paraît être « une adaptation du cœnosarque déjà formé à de nouvelles conditions et besoins », car il n'a jamais observé de divisions cellulaires ni dans les tiges, ni dans les stolons, ni dans le segment en expérience.

Peebles [:**02**] observa que des segments de *Pennaria* placés au fond d'un vase forment pour la plupart des stolons

(1) Je n'ai pu trouver le mémoire original.

aux deux extrémités, tandis que des segments suspendus dans l'eau en mouvement bourgeonnent généralement un hydranthe à chaque extrémité. Cette influence du contact n'existe pas chez l'*Eudendrium*. Cet auteur vit que la pesanteur n'a aucune influence sur la régénération du *Pennaria* et de l'*Eudendrium*. Les segments de *Pennaria* dont la section passait par la base d'une branche formaient deux nouveaux hydranthes au lieu d'un.

Cerfontaine [: **02**] s'est occupé de la régénération du *Pennaria Cavolinii* Ehrbg. ; il a observé une régénération spontanée annuelle des vieilles colonies âgées qui, la mauvaise saison passée, se recouvrent de nouveaux hydranthes. Il fait remarquer qu'il suffit, pour réaliser expérimentalement cette régénération spontanée, de placer des colonies dans un bac ; par suite du changement des conditions habituelles de vie les hydranthes subissent une complète dégénérescence, mais peu de temps après, les branches se recouvrent de nouveaux polypes. Il observa aussi des phénomènes d'hétéromorphose : des sommets de colonies plus ou moins longs développaient des hydrocaules avec hydranthes à leur extrémité proximale.

Une élève de Morgan, Anna Rowley [: **02**] a étudié les changements histologiques qui se produisent chez l'*Hydra viridis* pendant la régénération et a observé que de nouvelles cellules apparaissent par division.

Gast R. et E. Godlewski [: **03**], qui ont étudié la régénération du *Pennaria Cavolinii* Ehrbg., admettent au contraire que dans la croissance des tiges et des stolons nouveaux il n'y a pas de divisions cellulaires mais simplement un transport (*Verlagerung*) et un réemploi du cœnosarque ancien. Toutefois de nouvelles cellules apparaissent par division dans la formation de l'hydranthe. Si le cœnosarque fait ainsi saillie hors du tube du périsarque, c'est grâce au changement de forme des cellules qui de cylindriques deviennent aplaties ; par suite une certaine quantité de cellules deviennent disponibles et déterminent une saillie au point blessé. Ils ont

observé, à l'encontre de PEEBLES [:00], que l'obscurité n'a pas une action défavorable sur la formation des nouveaux hydranthes.

Outre ces expériences de régénération, je citerai encore celles d'HARGITT ['99] et de MORGAN ['99] sur une méduse *Gonionemus vertens* Ag.

OBSERVATIONS

Remarque. — J'emploierai le mot de *régénération* avec le sens large que lui attribue MORGAN [:01] et en y comprenant, à l'exemple des auteurs anciens, comme le fait aussi MORGAN, l'*homomorphose* et l'*hétéromorphose*. Il y a homomorphose lorsque la partie régénérée est semblable à celle enlevée, et hétéromorphose dans le cas contraire. Le terme *homomorphose* a été créé par DRIESCH ['94] et celui d'*hétéromorphose* par LOEB ['91]; j'ai donné la définition de cet auteur (p. 12) en faisant remarquer que la stolonisation pourrait être comprise dans les phénomènes d'hétéromorphose.

§ 1. — Régénération totale.

Les différentes espèces dont j'étudie plus loin la régénération (*Obelia dichotoma* L., *O. longissima* Pall., *O. geniculata* L., *Campanularia flexuosa* Hcks.) me furent envoyées de Saint-Vaast dans des Algues humides. A leur arrivée à Paris, les hydranthes de ces différentes espèces étaient pour la plupart morts, mais le cœnosarque était encore vivant. Au bout d'un séjour de deux ou trois jours dans un bocal à aération continue, les colonies montraient de nouveaux hydranthes épanouis, grâce à une régénération totale qui ressemble à la régénération spontanée observée par CERFONTAINE [:02] chez le *Pennaria Cavolinii* Ehrbg.

§ 2. — Régénération de l'*Obelia dichotoma* L.

Première expérience. — J'ai mis en observation des segments d'hydrocaule d'une faible longueur, longueur qui variait de $1^{mm},6$ à 3 millimètres; les segments étaient des entre-nœuds (1) ou des portions d'entre-nœuds de l'hydrocaule. Ces entre-nœuds étaient appliqués contre une lame de verre suspendue de telle sorte que ces segments fussent verticaux et en position directe (fig. 1, A). Dans ces conditions il se développait indifféremment à l'extrémité distale ou proximale une hydrocaule ou un stolon. Le tableau suivant résume l'ensemble des résultats :

NOMBRE DES						
SEGMENTS en expérience.	STOLONS		HYDROCAULES		SEGMENTS NE DÉVELOPPANT RIEN A L'EXTRÉMITÉ	
	proximaux.	distaux.	proximales.	distales.	proximale.	distale.
67	28	16	36	49	3	2

On voit par là qu'il se forme des stolons, aussi bien dans la direction de la pesanteur qu'en sens contraire et il en est de même pour les hydrocaules. Cependant le nombre des stolons proximaux (dirigés vers le bas) est plus grand que le nombre des stolons distaux (dirigés vers le haut) ; par contre, le nombre des hydrocaules distales est plus grand que celui des hydrocaules proximales. On voit aussi qu'il se développe presque toujours un bourgeon de régénération à chaque extrémité ; il y a donc double régénération.

Deuxième expérience. — *A priori* on peut admettre que la régénération est influencée par la lame de verre contre

(1) On peut appeler entre-nœud l'intervalle qui sépare deux insertions successives de branches ou de rameaux. Notons qu'après la section le cœnosarque se rétracte et que la rétraction est en général de $0^{mm},17$ et peut atteindre mais rarement $0^{mm},5$.

laquelle les segments sont appliqués; aussi pour supprimer cette action possible ai-je suspendu d'autres segments à l'aide de fils de soie peu serrés, ainsi qu'il est indiqué, page 7 (fig. 1, B). Les segments en expérience avaient de 3 à 4 millimètres. Voici le tableau résumant les observations :

NOMBRE DES				
SEGMENTS en expérience.	STOLONS		HYDROCAULES	
	proximaux.	distaux.	proximales.	distales.
17	4	0	13	17

Ainsi lorsque les segments sont librement suspendus le nombre des stolons est moindre. Lorsque les segments sont appliqués contre une lame de verre, il y a 42 p. 100 environ de stolons proximaux et 24 p. 100 de stolons distaux, tandis que dans le second cas il n'y a plus que 23 p. 100 de stolons proximaux et aucun stolon distal ne s'est développé. Ce dernier résultat n'implique pas, je crois, qu'un stolon distal ne puisse se développer dans ces conditions et il est probable que si le nombre des segments mis en expérience avait été plus grand quelques-uns auraient développé un stolon distal. Il me semble toutefois prouvé que le contact avec la lame de verre a eu pour effet de provoquer un plus grand développement de stolons et ce résultat est comparable à celui obtenu par Peebles [: 02] chez l'*Eudendrium* et aussi par Loeb chez le *Margelis carolinensis* et le *Pennaria tiarella*.

Le développement de ces hydrocaules et de ces stolons présente des particularités qu'il est intéressant de signaler et je prendrai quelques exemples bien choisis parmi les nombreuses observations que j'ai notées.

Premier exemple. — *10 avril.* — Un segment de $2^{mm},8$ est appliqué contre une lame de verre dans les conditions de la première expérience. La température moyenne est de 12°.

12 avril. — Il s'est développé à chaque extrémité un bourgeon annelé. Le bourgeon proximal a $0^{mm},82$ et le bourgeon distal $0^{mm},89$ (fig. 21). Le diamètre de ces bourgeons est un peu moindre que celui des segments et cette remarque s'applique à tous les exemples qui suivent. Dans la cavité digestive des bourgeons on aperçoit des corpuscules qui paraissent noirs au microscope en lumière transmise, à cause de leur opacité, mais qui en réalité sont de couleur jaune clair en lumière réfléchie ; ils se rassemblent surtout vers les extrémités (fig. 24, *d*) ; on en voit aussi quelques-uns épars dans toute la longueur de la cavité digestive, où ils circulent grâce au mouvement des cils vibratiles qui les entraînent vers les extrémités ; ils sont représentés dans les figures 21, 22, 23, 27, 29 par de plus gros points.

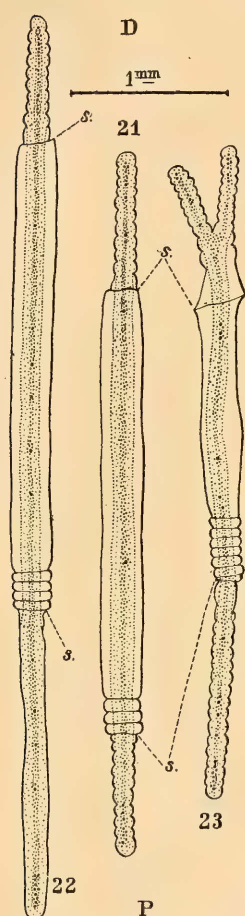


Fig. 21, 22, 23. — *Obelia dichotoma* L. — Segments en voie de régénération deux jours après avoir été sectionnés : *s*, lignes suivant lesquelles ont été faites les sections ; D, extrémité distale ; P, extrémité proximale.

14 avril. — A l'extrémité proximale on voit le début d'un hydranthe ; la longueur de l'hydrocaule est de 2 millimètres environ. Le bourgeon distal de même longueur se termine par un hydranthe bien développé, mais l'hydrothèque est encore fermée au sommet. Les corpuscules jaunes se sont rassemblés dans la cavité digestive de l'hydranthe. La figure 25 montre la place qu'ils occupent lorsque le bourgeon commence à se renfler. Dans la figure 26 qui représente le premier stade de développement de l'hydranthe, on les voit accumulés dans la région inférieure de la cavité gastrique et ils y restent pendant toute la durée du développement de l'hydranthe.

16 avril. — L'hydranthe proximal est formé. La croissance est terminée, car la longueur de la petite hydrocaule est restée la même, mais il s'est formé un bourgeon latéral qui atteint $0^{mm},6$. On ne trouve plus de corpuscules jaunes dans la cavité gastrique de l'hydranthe. Quant à l'hydranthe distal, il est encore enfermé dans sa loge et les corpuscules se montrent à la même place. Comme j'ai pu m'en assurer maintes fois, ces corpuscules sont rejetés au dehors après l'épanouissement de l'hydranthe. Ils ne représentent donc pas des substances de réserve qui serviraient au développement de l'hydranthe, mais bien des substances de déchet, des produits de désassimilation dont se débarrasse l'organisme. Parfois ces déchets sont rejetés lorsque la bouche de l'hydranthe s'ouvre ou peu de temps après, avant même que l'hydrothèque soit ouverte ; on les voit alors former un petit amas appliqué contre le couvercle de l'hydrothèque et souvent ils empêchent l'hydranthe de sortir de sa loge.

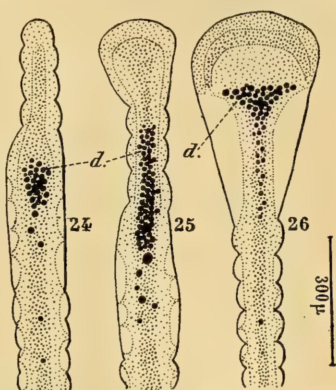


Fig. 24, 25, 26. — *Obelia dichotoma* L. — Extrémités de bourgeons d'hydranthes montrant les substances de déchet *d* sous forme de granulations opaques.

19 avril. — L'hydranthe proximal est toujours étalé ; le bourgeon latéral a développé un deuxième hydranthe dont les tentacules commencent à se former ; sa longueur est d'environ 2 millimètres. L'hydranthe distal est mort et a été résorbé ; le bourgeon distal se vide.

22 avril. — Hydrocaule proximale : le premier hydranthe est mort et résorbé, le deuxième est épanoui ; sur son pédoncule s'est formé un bourgeon latéral dont la longueur atteint $1^{mm},30$. L'hydrocaule distale est tout à fait vide.

24 avril. — Il s'est formé un bourgeon à travers le calice persistant du premier hydranthe (fig. 27) ; le deuxième est

toujours vivant et il s'en est formé un troisième qui étale ses tentacules au dehors.

On doit noter ici un fait intéressant : tandis que le pédoncule du premier hydranthe est vertical et prolonge le segment en expérience, les pédoncules des deuxième et troisième hydranthes s'écartent de plus en plus de la lame de verre ; il se produit ainsi une courbure stéréotropique très marquée, et le jeune hydrodème tend à se diriger perpendiculairement à la lame de verre.

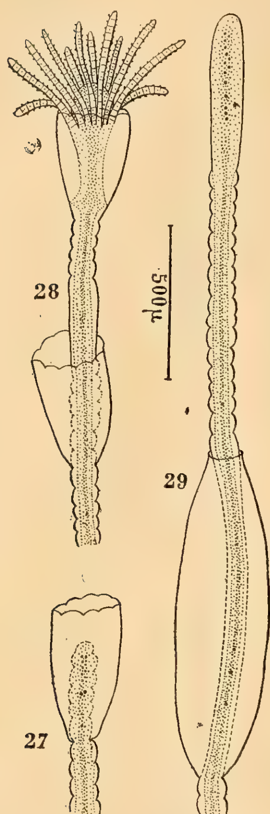


Fig. 27, 28, 29.

Fig. 27. *Obelia dichotoma* L. Bourgeon de rédintégration passant à travers un calice vide. — Fig. 28. Le même ayant formé un hydranthe à son extrémité. — Fig. 29. *Campanularia flexuosa* Hcks. Bourgeon de rédintégration passant à travers une gonothèque vide.

26 avril. — A la place du premier hydranthe il est né un autre hydranthe dont le pédoncule traverse l'hydrothèque vide du premier (fig. 28) ; le deuxième hydranthe est mort, le troisième est vivant.

28 avril. — Un bourgeon s'est formé sur le pédoncule du troisième hydranthe encore vivant et a développé à son extrémité un quatrième hydranthe. L'hydranthe formé à la place du premier est encore étalé.

30 avril. — Sur le pédoncule du quatrième hydranthe encore vivant s'est développé un bourgeon renflé, début du cinquième hydranthe ; le troisième hydranthe est mort, mais dans le fond du calice s'est formé un bourgeon renflé à son extrémité (début d'un nouvel hydranthe). L'hydranthe formé à la place du premier est mort. L'expérience a été arrêtée à cette date.

Deuxième exemple. — *10 avril.* — Un segment de 3 mil-

limètres est placé dans les mêmes conditions que celles indiquées ci-dessus.

12 avril. — A l'extrémité proximale il s'est développé un stolon dont la longueur est de 2 millimètres (fig. 22) ; ce stolon est facilement reconnaissable dès le début par l'absence de renflements annelés ; à l'extrémité distale il s'est développé un bourgeon annelé de $0^{mm},8$.

14 avril. — Le stolon proximal a une longueur de 5 millimètres environ, et montre un petit bourgeon perpendiculaire à la lame. Le bourgeon distal est renflé à son extrémité (début de l'hydranthe), sa longueur est d'environ 2 millimètres.

16 avril. — Le stolon atteint $5^{mm},5$; le bourgeon perpendiculaire s'est renflé (début de l'hydranthe). On peut voir aussi dans le stolon et dans le gastroméride auquel il donne naissance, les corpuscules jaunes que j'ai signalés plus haut dans les bourgeons annelés. L'hydrocaule distale se termine par un hydranthe bien épanoui, mais n'ayant pas encore rejeté les substances de déchets ; il s'est formé un petit bourgeon latéral.

19 avril. — Le stolon atteint une longueur maximum de $6^{mm},24$, mais il commence à se vider à son extrémité ; le gastroméride qui a pris naissance sur ce stolon possède une longueur de $1^{mm},32$ et a développé un bourgeon latéral de 1 millimètre. A l'extrémité distale le premier hydranthe est mort, mais le bourgeon latéral se termine par un nouvel hydranthe.

22 avril. — Le stolon est en partie vide ; le jeune hydrodème qu'il a développé comprend deux hydranthes, avec un bourgeon latéral renflé. L'hydrocaule distale est vide.

24 avril. — Le premier hydranthe de l'hydrodème est mort, le deuxième et le troisième sont vivants, et sur le pédoncule du dernier, s'est développé un bourgeon latéral, début du quatrième hydranthe de la petite colonie.

Troisième exemple. — *10 avril.* — Un segment de $2^{mm},7$ est placé dans les mêmes conditions que dans les exemples précédents.

12 avril. — Il s'est développé à l'extrémité proximale un bourgeon lisse (stolon) ayant une longueur de $0^{mm},9$ et un bourgeon annelé distal de $0^{mm},95$.

14 avril. — Le stolon a 3 millimètres, le bourgeon proximal 2 millimètres, et se termine par un hydranthe.

16 avril. — Le stolon a $4^{mm},1$ mais n'a rien développé ; l'hydranthe distal est vivant ; sur son pédoncule est apparu un bourgeon latéral de $0^{mm},80$.

19 avril. — Le stolon se vide sans avoir rien développé, l'hydrocaule distale porte deux hydranthes avec un bourgeon latéral.

Quatrième exemple. — *5 avril.* — Un segment de $1^{mm},65$ est placé dans les mêmes conditions que les précédents.

7 avril. — Un stolon s'est développé à chaque extrémité ; la longueur du stolon proximal est de $4^{mm},16$, celle du stolon distal de $4^{mm},6$; chacun a développé un petit bourgeon.

9 avril, soir. — Chaque stolon a atteint une longueur de 6 millimètres environ, et a développé un gastroméride avec un bourgeon latéral.

12 avril, matin. — Le stolon proximal a une longueur de $6^{mm},5$ et porte un hydrodème avec deux hydranthes ; le stolon distal ne s'est pas allongé et s'est vidé en partie ; le premier hydranthe de l'hydrodème qu'il a développé est mort, le second est vivant.

En résumé, on rencontre chez l'*O. dichotoma*, des phénomènes d'*hétéromorphose*, en ce sens que les segments peuvent développer une hydrocaule à leur extrémité proximale ou un stolon à leur extrémité distale. Dans le cas contraire, ce qui se présente fréquemment, il y a *homomorphose*. Le développement de ces hydrocaules et de ces stolons se fait sans rapport avec la direction de la pesanteur, puisque les hydrocaules apparaissent aussi bien à l'extrémité tournée vers le bas, qu'à l'extrémité tournée vers le haut. Il en est de même des stolons.

A l'extrémité proximale il se forme plus souvent un stolon

(*homomorphose*) qu'à l'extrémité distale (*hétéromorphose*), et si le contact favorise le développement des stolons, cependant il n'est pas nécessaire, comme l'avance Labbé ['**97**], que le segment soit suspendu horizontalement dans l'eau pour qu'un hydranthe se forme à l'extrémité proximale.

J'ajouterai que la plupart du temps les stolons sont lisses dès leur origine, mais parfois ils sont annelés irrégulièrement à leur base. La longueur du pédoncule du premier hydranthe et de son hydrothèque varie de 2 à $4^{mm},5$, la longueur de l'hydrothèque étant de $0^{mm},5$ environ. Le bourgeon du second gastroméride peut apparaître avant que le premier soit développé.

On voit aussi par ces exemples que la formation du premier hydranthe de régénération avec son pédoncule demande six jours environ à la température de 12°, à laquelle ont été faites toutes ces observations.

Dans ce développement, il apparaît une grande quantité de matières de déchets sous la forme de corpuscules jaunâtres. Ces corpuscules sont en tout comparables à la substance rouge qui apparaît pendant la régénération du *Tubularia mesembryanthemum* Allm. et à laquelle Loeb ['**92**] et surtout Driesch ['**97**, **:00**, **:01**] ont attribué un rôle important dans la formation de l'hydranthe, mais que Stevens [**:01**, **:02**] a démontré être une substance de déchet. J'ajouterai que de Varenne ['**82**] a signalé des matières brunâtres dans les cellules endodermiques du *Campanularia angulata* Hcks., indice, dit-il, d'un travail de digestion. Ces matières ne sont brunâtres que par transmission, et sont jaunâtres par réflexion, ainsi que j'ai pu m'en assurer. Hilgendorff ['**97**] signale la présence de corps analogues dans la cavité gastrique du *Plumularia setacea* Ellis.

Ces corpuscules jaunes ne se trouvent pas seulement dans les bourgeons de régénération (hydrocaules ou stolons), mais aussi dans les stolons qui proviennent de la fixation des rameaux stoloniques. Parfois la cavité gastrique de ces stolons en est absolument remplie, ils sont rejetés ensuite

par la bouche des gastromérides qui naissent sur ces stolons. Ces corpuscules sont représentés dans les figures de la planche I par de plus gros points.

Des observations précédentes je retiendrai encore ce fait intéressant, c'est qu'après la mort d'un hydranthe, le pédoncule peut bourgeonner de nouveau, se prolonger à travers l'hydrothèque vide de l'ancien hydranthe, puis développer un nouvel hydranthe. Ces phénomènes de rédintégration ont été en particulier étudiés par Levinsen ['**92**] et ont été vus par cet auteur chez quelques *Campanulariidæ* et surtout chez les *Haleciidæ* où l'on voit une série de pédoncules et d'hydrothèques successifs (Voy. p. 157). On peut dire que dans cette famille la rédintégration est la règle. Chez les *Campanulariidæ* leur rareté n'est peut-être qu'apparente, car j'ai observé fréquemment dans la régénération des diverses espèces étudiées, le phénomène de rédintégration que je viens de signaler. S'il ne s'observe pas plus fréquemment à l'état de nature, c'est sans doute parce que le calice vide se détache très facilement de son pédoncule, peut-être par un procédé identique à celui qui a été signalé par Gast et Godlewski [**:03**] chez le *Pennaria Cavolinii* Ehrbg., où un anneau de cellules glandulaires sécrètent un liquide qui dissout le périsarque et provoque ainsi la chute des tubes vides.

Enfin, j'ajouterai que lorsque l'entre-nœud a été coupé au voisinage du point d'où se détachent les branches latérales, on voit apparaître deux bourgeons à l'extrémité distale (fig. 23, p. 92) et quelquefois trois qui peuvent se terminer chacun par un hydranthe. Parfois aussi un des bourgeons donnait naissance à un stolon. Deux bourgeons peuvent apparaître à l'extrémité proximale, mais ce cas est moins fréquent. Peebles [**:02**] a observé des faits analogues chez le *Pennaria*.

Les choses se passent de la même façon lorsque les segments, au lieu d'être appliqués contre une lame de verre, sont suspendus librement dans l'eau de mer. Seulement la formation du premier hydranthe est plus rapide, car elle est complète au bout de quatre jours ; le contact avec une lame de

verre retarde donc la formation de l'hydranthe. Dans trois des cas observés il se formait un stolon proximal, et le stolon se vidait rapidement, avant d'avoir acquis une grande longueur ; c'est le contraire de ce qui se passe d'ordinaire lorsque le segment est appliqué contre une lame de verre. Dans le quatrième cas unique où le stolon avait continué à s'accroître aux dépens du bourgeon distal qui s'est vidé, ce stolon a acquis une longueur de 18 millimètres en six jours (du 12 au 18 mai, T = 15°) et a développé un gastroméride.

Accroissement des stolons et des hydrocaules de régénération. — La régénération aux deux extrémités ne marche pas parallèlement ; le développement est plus rapide et se continue plus longtemps à une des extrémités qu'à l'autre, qui se vide peu à peu, de telle sorte que la régénération à une des extrémités du segment influe sur la régénération à l'autre extrémité. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par DRIESCH ['97] chez les Tubulaires.

Si l'on mesure chaque jour l'allongement des stolons, ainsi que je l'ai fait, on voit que l'accroissement de ces stolons, c'est-à-dire la quantité dont ils s'allongent dans un temps donné, varie avec les segments considérés, mais de plus pour un même segment varie avec le temps.

Le tableau ci-dessous montre ces variations ; les chiffres placés dans chaque colonne verticale indiquent les accroissements d'un même stolon par vingt-quatre heures, comptés en millimètres.

ACCROISSEMENT DES STOLONS PAR 24 HEURES.				
1,64	0,32	1,22	1,22	1,2
3,62	1,66	1,96	1,96	2,3
4	2,78	1	1	1,23
2,13	0,9	0,83	0,83	0,33

L'accroissement va d'abord en augmentant et ensuite il décroît. Ce fait tient justement à ce que la régénération à

l'une des extrémités influe sur la régénération à l'autre extrémité. Au début il naît un bourgeon à chaque extrémité, puis l'hydrocaule précédemment formée se vide, le stolon profite de cette augmentation de substances nutritives et son accroissement devient plus grand. Si cet accroissement diminue ensuite, c'est que le stolon donne naissance sur son parcours à de petites colonies qui accaparent à leur profit les substances nutritives disponibles. La plupart du temps, pour suffire à ce développement d'hydrodèmes, le stolon se vide à sa base tout en continuant à s'allonger à son extrémité libre.

Les chiffres qui sont placés dans les deux dernières colonnes indiquent les accroissements de deux stolons développés à chaque extrémité d'un même segment et l'on voit nettement que les accroissements se contrebalancent : lorsque l'un diminue, l'autre augmente, et *vice versa*.

Le tableau suivant montre encore mieux ce dernier fait ; les chiffres indiquent les accroissements du pédoncule du premier hydranthe à l'une et à l'autre des extrémités, par quarante-huit heures.

ACCROISSEMENT PAR 48 HEURES D'UNE HYDROCAULE					
proximale.	distale.	proximale.	distale.	proximale.	distale.
0,66	1,16	0,72	1,09	0,63	0,82
1,02	0,62	0,6	0,89	0,72	0,83
0,76	0,36	0,89	0,52	0,46	0,43
1	0,66	0,29	0,79	»	0,81

On voit aussi par ce tableau que l'accroissement des hydrocaules est plus lent que celui des stolons dans le même temps.

Dans ces trois exemples, il s'agissait de pédoncules qui, contrairement à ce qui se passe d'habitude, s'étaient considérablement allongés et n'avaient formé d'hydranthes que le dixième jour.

Dans le cas habituel, les hydrocaules développent rapidement un hydranthe, mais subissent un arrêt dans leur accroissement pendant une grande partie de la formation de cet hydranthe.

Influence de la taille des segments. — Des segments d'une longueur de $0^{mm},6$ et de $0^{mm},5$, plus courts par conséquent que les segments dont j'ai étudié plus haut la régénération, sont également susceptibles de donner un hydranthe à leurs deux extrémités. Des segments de $0^{mm},3$ ne forment en général qu'un seul hydranthe à une des extrémités proximale ou distale.

Influence de l'âge des segments. — La rapidité de croissance et de développement de l'hydranthe dépend de la région où a été pris le segment. Voici les chiffres qui expriment en millimètres la somme des longueurs du bourgeon distal et du bourgeon proximal, quarante-huit heures après la mise en expérience, pour dix entre-nœuds de 2 millimètres environ, détachés d'une même colonie et numérotés en allant de l'extrémité distale à l'extrémité proximale, la température étant de 12° en moyenne.

NUMÉROS des SEGMENTS.	ALLONGEMENT TOTAL.	NUMÉROS des SEGMENTS.	ALLONGEMENT TOTAL.
1...........	1,82	6...........	2,21
2...........	1,82	7...........	1,52
3...........	1,72	8...........	1,25
4...........	1,45	9...........	1,32
5...........	1,40	10...........	0,99

On voit nettement par ce tableau qu'il y a une décroissance marquée entre l'allongement des bourgeons de régénération des premiers segments et celui des derniers. Le segment n° 6 montre une exception; l'allongement total a été plus grand que pour les bourgeons de tous les autres segments :

ce fait tient au développement d'un stolon proximal ; nous avons vu, en effet, que les stolons s'accroissent plus rapidement que les hydrocaules. Les bourgeons de tous les autres segments sont des bourgeons de gastroméride.

Le développement de l'hydranthe est de même plus rapide pour les premiers segments ; l'hydranthe des derniers segments est à peine indiqué sous la forme de renflements que celui des premiers est déjà épanoui.

Influence de l'éclairement. — J'ai essayé de voir quelle pouvait être l'influence de l'éclairement sur la régénération

Segments appliqués contre une lame de verre.

CONDITIONS DES EXPÉRIENCES.	NOMBRE DES				
	SEGMENTS en expérience.	STOLONS		HYDROCAULES	
		proximaux	distaux.	proximales.	distales.
Alternatives du jour et de la nuit.	14	4	0	10	14
Obscurité	14	7	7	7	7

Segments libres.

CONDITIONS DES EXPÉRIENCES.	NOMBRE DES				
	SEGMENTS en expérience.	STOLONS		HYDROCAULES	
		proximaux.	distaux.	proximales.	distales.
Alternatives du jour et de la nuit.	4	0	0	4	4
Obscurité	4	1	0	3	4

de l'*Obelia dichotoma*. Les segments en expérience étaient placés, les uns dans un bocal entouré de papier noir et par suite restaient toujours à l'obscurité ; les autres dans un

bocal ordinaire clair, et, par conséquent, étaient soumis aux alternatives d'éclairement et d'obscurité des jours et des nuits. Chaque segment placé à l'obscurité était autant que possible équivalent au segment exposé aux alternatives de lumière et d'obscurité du jour et de la nuit, auquel je comparais son développement. Pour ce fait, je coupais, par exemple, les quatre derniers entre-nœuds d'une colonie ; puis, je coupais les quatre mêmes entre-nœuds d'une autre colonie aussi identique que possible à la première en ayant soin que ces segments eussent la même longueur que les premiers. Les uns étaient placés dans un bocal noir, les autres dans un bocal clair.

Comme dans les expériences précédentes, les segments étaient appliqués contre des lames de verre ou bien suspendus librement dans l'eau de mer.

Les tableaux ci-dessus résument ces expériences.

Comme on le voit par le premier tableau, on obtient davantage de stolons par régénération lorsque les segments sont placés à l'obscurité. Dans le cas des segments suspendus un seul stolon s'est formé, et encore était-ce dans l'obscurité. L'absence de lumière semble donc favoriser le développement des stolons et l'influence de l'obscurité sur la régénération de l'*O. dichotoma* est analogue à celle observée par Loeb ['96], sur la régénération de l'*Eudendrium racemosum* Cavol.

J'ai comparé la croissance à la lumière et à l'obscurité, mais les résultats ne sont pas très concordants. Pour cette comparaison, j'ai effectué la somme des longueurs du bourgeon proximal et du bourgeon distal, et j'ai aussi tenu compte de la longueur du bourgeon secondaire qui avait pu se développer. Dans le cas des segments appliqués contre le verre, la rapidité de croissance est tantôt plus grande, tantôt plus petite, ou à peu près égale, à la lumière qu'à l'obscurité. Dans le cas des segments libres, cette rapidité de croissance a été toujours plus grande à la lumière. C'est ce qu'exprime le tableau ci-contre où les allongements sont comptés en

DATES	LONGUEUR des SEGMENTS	LUMIÈRE — LONGUEUR DES HYDROCAULES proximales.	LUMIÈRE — LONGUEUR DES HYDROCAULES distales.	LUMIÈRE — ALLONGEMENT TOTAL.	OBSCURITÉ — ALLONGEMENT TOTAL.	OBSCURITÉ — LONGUEUR DES HYDROCAULES proximales.	OBSCURITÉ — LONGUEUR DES HYDROCAULES distales.
12 mai matin....	3,3	»	»	»	»	»	»
13 —	—	1,06	1,32	2,38	2,27	1,15	1,12
14 —	—	1,98 (hydranthe épanoui).	1,81 (hydranthe formé + bourgeon second. renflé 1,15).	4,94	3,46	1,81 (hydranthe formé).	1,65 (hydranthe formé).
12 mai matin....	3,3	»	»	»	»	»	»
13 —	—	1,06	1,32	2,38	2,07	0,85	1,22
14 —	—	1,81 (hydr. épanoui + bourgeon secondaire de 0,82).	1,81 (hydranthe formé + bourgeon secondaire de 1mm).	5,44	4,31	1,98 (hydranthe épanoui).	1,74 (hydr. épanoui + bourgeon secondaire de 0,59).
12 mai matin....	3,46	»	»	»	»	»	»
13 —	—	0,89	1,22	2,11	1,7	0,7	1
14 —	—	1,98 (hydranthe formé + bourgeon secondaire de 1mm).	2,14 (hydranthe formé + bourgeon secondaire de 0,83).	5,95	3,14	1,49 (bourgeon renflé).	1,65 (hydranthe formé + début de bourgeon secondaire).

millimètres et où je n'ai comparé que le développement des hydrocaules (T = 15°).

La durée de développement d'un hydranthe est à peu près comparable dans l'un et l'autre cas.

Influence de la température. — Je n'ai pas fait d'observations sur la rapidité de croissance à des températures différentes; j'ai cherché à voir quelle pouvait être l'action d'une température basse plus ou moins prolongée, sur la nature de la régénération. Dans ce but, j'ai placé des entre-nœuds dans de l'eau à +1° environ (1), pendant une certaine durée qui pouvait atteindre huit jours ; aucune régénération n'avait lieu au bout de ce temps. Ces segments étaient ensuite placés dans de l'eau à 15° et presque tous les segments développaient alors un bourgeon à chaque extrémité. Sur cinquante mis en expérience, cinq seulement développèrent un bourgeon unique et un seul ne montra aucune régénération.

Voici le tableau qui résume mes observations :

SEGMENTS en expérience.	NOMBRE DES			
	STOLONS		HYDROCAULES	
	proximaux.	distaux.	proximales.	distales.
50	42	38	5	8

On voit par ce tableau que les stolons se forment plus nombreux, après un séjour dans l'eau glacée, que lorsque les segments ont été maintenus continuellement à la température ordinaire. J'ai trouvé dans ce dernier cas 42 p. 100 de stolons proximaux et 24 p. 100 de stolons distaux, tandis qu'après un séjour dans l'eau glacée, il y a 85 p. 100 de stolons proximaux et 76 p. 100 de stolons distaux.

(1) Le cristallisoir dans lequel baignaient ces segments était entouré de glace fondante.

On peut penser, d'après ces résultats, que s'il reste, après l'hiver, des fragments d'hydrodèmes qui ont résisté au froid, ils développent des stolons qui seront le point de départ de nouvelles colonies, du moins en ce qui concerne l'*O. dichotoma*.

§ 3. — Régénération de l'*Obelia longissima* Pall.

Dans le cours de mes recherches, quarante-huit segments ont été appliqués contre une plaque de verre et placés verticalement en position directe dans un flacon à barbotage d'air. Leur longueur était très variable et comprise entre $0^{mm},66$ et $3^{mm},46$ Un seul, d'une longueur de $2^{mm},14$, a formé à la même extrémité distale un stolon et une hydrocaule se détachant du même point; quatre dont les longueurs respectives étaient $1^{mm},2$, $1^{mm},28$, $1^{mm},58$, $2^{mm},24$, ont développé une hydrocaule à chaque extrémité ; vingt-quatre ont formé une hydrocaule proximale seulement et douze une hydrocaule distale, enfin huit n'ont rien développé ou bien il y a eu un simple début de bourgeonnement, mais le bourgeon s'est rapidement vidé.

On voit par là qu'il y a une différence très grande au point de vue de la régénération, entre l'*Obelia longissima*, espèce essentiellement scissipare, et l'*O. dichotoma*, espèce stolonipare. Tandis que chez cette dernière, on a généralement une régénération double avec une production fréquente de stolons, chez l'*O. longissima* la régénération n'a lieu, en général, qu'à une seule extrémité (régénération simple), pour des segments de longueur comparable, et la production de stolons est accidentelle et très rare. Il est intéressant de remarquer que le développement d'une hydrocaule est plus fréquent à l'extrémité proximale tournée vers le bas, qu'à l'extrémité distale tournée vers le haut, dans les conditions où je me suis placé.

Le premier hydranthe et son pédoncule mettent de trois à quatre jours à se développer à la température de 15°.

DATES	LONGUEUR DES SEGMENTS.	LONGUEUR DES HYDROCAULES		LONGUEUR DES SEGMENTS.	LONGUEUR DES HYDROCAULES	
		PROXIMALES.	DISTALES.		PROXIMALES.	DISTALES.
27 avril...	3,46	»	»	1,42	»	»
29 — ...	»	»	0,66	»	»	0,49
30 — ...	»	»	1,32 (1 hydr.).	»	»	1,15 (1 hydr.).
27 avril...	1,65	»	»	2,24	»	»
29 — ...	»	0,66	»	»	1,12	1,19
30 — ...	»	1,32 (1 hydr.).	»	»	1,32 (1 hydr.).	1,32 (1 hydr.).
27 avril...	1,42	»	»	1,5	»	»
29 — ...	»	0,56	»	»	»	0,92
30 — ...	»	1,32 (1 hydr.).	»	»	»	1,32 (1 hydr.).
27 avril...	2,3	»	»	1,3	»	»
29 — ...	»	»	0,33	»	0,82	»
30 — ...	»	»	1,42 (1 hydr.).	»	1,22 (1 hydr.).	»
27 avril...	3,3	»	»	1,6	»	»
29 — ...	»	0,3	»	»	0,66	0,79
30 — ...	»	1,49 (1 hydr.).	»	»	0,89 (1 hydr.).	0,99 (1 hydr.).
27 avril...	1,35	»	»	»	»	»
29 — ...	»	0,96	»	»	»	»
30 — ...	»	1,22 (1 hydr.).	»	»	»	»
8 mai ...	1,49	»	»	1,98	»	»
10 — ...	»	0	»	»	0,1	»
11 — ...	»	1,49 (1 hydr.).	»	»	1,87 (1 hydr.).	»
8 mai ...	1,15	»	»	1,65	»	»
10 — ...	»	0,73	»	»	0	»
11 — ...	»	1,49 (1 hydr.).	»	»	0,99	»
13 — ...	»	»	»	»	1 hydranthe.	»
8 mai ...	1,49	»	»	1,98	»	»
10 — ...	»	0,7	»	»	»	0
11 — ...	»	1,65 (1 hydr.).	»	»	»	0
13 — ...	»	»	»	»	»	2 bourgeons 0,49.
15 — ...	»	»	»	»	»	2 hydranthes.
8 mai ...	1,65	»	»	1,81	»	»
10 — ...	»	0,73	»	»	»	0
11 — ...	»	1,81 (1 hydr.).	»	»	»	0
13 — ...	»	»	»	»	»	0
15 — ...	»	»	»	»	»	1,15 (1 hydr.).

L'hydranthe apparaît d'autant plus tard que le pédoncule s'allonge davantage. La longueur de ce pédoncule varie de $0^{mm},66$ à $1^{mm},65$, en général, la longueur de l'hydrothèque étant environ $0^{mm},6$.

Parfois, on trouve des segments qui restent deux, trois, quatre, cinq jours et même huit jours sans rien manifester, puis développent un bourgeon terminé par un hydranthe.

Le tableau ci-dessus montre la marche du développement pour dix-neuf segments pris dans la région supérieure de la colonie, la température moyenne étant de 14° à 15°. Les longueurs sont exprimées en millimètres.

On voit, d'après ce tableau, que l'allongement des bourgeons est assez variable, et que ce ne sont pas toujours les plus longs segments qui offrent le développement le plus rapide. Les derniers segments offrent cet arrêt de développement que je signalais plus haut. Ces différences tiennent sans doute à ce que chaque segment renferme des quantités inégales de réserves nutritives, qui sont utilisées pendant le développement. En outre, ce retard dans la régénération présenté par certains segments doit provenir de ce qu'ils ne renferment qu'un petit nombre de cellules restées à l'état embryonnaire et capables de se multiplier.

De même que chez l'*O. dichotoma*, on voit des substances de déchet s'accumuler dans la cavité digestive de l'hydranthe et finalement être rejetées au dehors, lorsque l'hydranthe est épanoui. Ces substances sont moins opaques que chez l'*O. dichotoma*; vues par réflexion, elles sont d'un jaune orange plus ou moins pâle. On peut voir ces mêmes substances de déchet dans les propagules. Elles sont représentées dans les figures de la planche II par des granulations un peu plus grosses.

On peut, après la mort d'un hydranthe, observer la formation d'un nouvel hydranthe, à l'extrémité d'un bourgeon qui a traversé l'hydrothèque vide (rédintégration).

L'hydranthe primaire bourgeonne souvent, et il se forme ainsi un petit hydrodème; le développement du gastromé-

ride secondaire est parfois précoce et débute lorsque le bourgeon primaire est à peine renflé.

Lorsque le développement se fait aux deux extrémités, il peut arriver que l'une se vide au bout d'un certain temps, tandis que l'autre continue à développer de nouveaux gastromérides.

Lorsque, au contraire, une seule extrémité a bourgeonné et a développé un gastroméride, celui-ci peut se vider et il s'en forme alors un nouveau à l'extrémité opposée.

Je signalerai qu'après avoir sectionné un hydrodème dans sa région moyenne et l'avoir suspendu en position directe dans un flacon à renouvellement d'air, il s'est développé à l'extrémité proximale, au bout de douze jours, un hydrodème de régénération de 16^{mm}, comptant 9 entre-nœuds, et une quarantaine d'hydranthes. Ce petit hydrodème avait subi à sa base une courbure géotropique, de telle sorte que son extrémité distale en voie de croissance était dirigée vers le haut. CERFONTAINE [:02] obtint des régénérations analogues avec le *Pennaria Cavolinii* Ehrbg.

Influence de l'éclairement. — Les tentatives que j'ai faites sur la régénération à l'obscurité, comparée à celle obtenue dans les alternatives du jour et de la nuit, ne m'ont donné aucun résultat positif.

Je signalerai seulement que le nombre des hydrocaules distales s'est rapproché de celui des hydrocaules proximales pour les segments placés à l'obscurité. C'est ce qu'indique le tableau suivant :

NOMBRE des segments en expérience.	NOMBRE DES SEGMENTS AYANT DÉVELOPPÉ			
	1 hydrocaule prox. 1 — dist.	1 hydrocaule prox. seulement.	1 hydrocaule dist. seulement.	0 bourgeon.
24	1	9	8	6

Influence de la température. — Des segments de 3 millimètres environ furent maintenus à une température de

+ 1°, pendant une durée de temps qui atteignit au maximum seize jours. Au bout de ce temps et à cette basse température, il y eut un commencement de développement, ce qui n'avait pas eu lieu pour l'*O. dichotoma.* La longueur des bourgeons qui s'étaient développés, soit à l'extrémité proximale, soit à l'extrémité distale, atteignit pour certains un millimètre. Placés ensuite dans un bocal à la température de 12°, la plupart de ces segments formaient une petite hydrocaule. Le tableau suivant résume le résultat de ces observations :

NOMBRE des segments en expérience.	NOMBRE DES SEGMENTS AYANT DÉVELOPPÉ			
	1 hydrocaule prox. 1 — dist.	1 hydrocaule prox. seulement.	1 hydrocaule dist. seulement.	0 bourgeon.
41	10	14	14	3

Le nombre des segments développant une hydrocaule distale est égal au nombre de ceux qui développent une hydrocaule proximale ; le nombre des segments bourgeonnant aux deux extrémités est plus grand que dans les conditions ordinaires, mais il n'y a pas davantage production de stolons.

§ 4. — Régénération de l'*Obelia geniculata* L.

La régénération de l'*Obelia geniculata* rappelle celle de l'*O. dichotoma*, en ce sens qu'il se forme et des stolons et des hydrocaules ; mais la régénération, au lieu de se faire aux deux extrémités, est très souvent simple, comme cela arrive chez l'*O. longissima.* Certains segments ne donnent lieu à aucun développement et ne tardent pas à dégénérer. Comme les entre-nœuds de l'*O. geniculata* sont très courts, j'étais obligé, pour avoir des segments d'une longueur convenable, de prendre deux ou trois entre-nœuds et de sectionner les branches qui s'inséraient aux nœuds. Il se développait parfois alors, sur la section des branches, des petites hydrocaules latérales, réduites souvent au premier gastroméride.

Le tableau ci-dessous énumère les différents cas qui se sont présentés, avec leur degré de fréquence, pour des segments appliqués contre une lame de verre. La longueur de ces segments variait de 1 millimètre à 3 millimètres.

NOMBRE des segments en expérience	NOMBRE DES SEGMENTS AYANT DÉVELOPPÉ							
	1 stolon proximal.	1 hydrocaule proximale.	1 hydrocaule distale.	1 hydrocaule latérale.	1 hydroc. distale et 1 stolon proxim.	1 stolon à chaque extrémité.	1 hydr. à chaque extrémité.	0 bourgeon.
41	11	2	9	2	8	1	2	6

On voit qu'il se forme assez fréquemment des stolons proximaux, comme chez l'*Obelia dichotoma.* Les stolons distaux sont tout à fait rares, puisque dans les cas ci-dessus rapportés, il ne s'en est formé qu'un seul, et encore s'est-il vidé peu à peu au fur et à mesure que se développait le stolon proximal. Ce développement de bourgeons à une des extrémités aux dépens de ceux qui ont apparu à l'autre est assez fréquent. Certains bourgeons distaux, destinés à donner une hydrocaule, se vident parfois avant d'avoir eu le temps de donner le premier hydranthe ; le stolon proximal, dont l'allongement est plus rapide, détournant à son profit les substances nutritives que le segment renferme. Ce phénomène est comparable à ce que l'on a déjà vu pour l'*O. dichotoma* et l'*O. longissima.*

Les premiers gastromérides qui apparaissent ne mettent pas plus de deux jours à se développer. La longueur de l'hydrothèque et de son pédoncule n'est jamais très élevée ; elle varie de $0^{mm},8$ à $1^{mm},15$, la longueur de l'hydrothèque seule étant de $0^{mm},25$ environ.

L'accroissement des stolons n'est pas très rapide ; pour des segments de 2 millimètres environ et à la température de 12°, l'allongement a été de $1^{mm},74$ — $1^{mm},65$ — $1^{mm},62$ pour les deux premiers jours et par conséquent $0^{mm},87$ — $0^{mm},82$ — $0^{mm},81$ pour vingt-quatre heures. Au bout de six jours,

leurs longueurs étaient : $4^{mm},16$, — $2^{mm},91$ — $2^{mm},91$. L'allongement pendant les quatre derniers jours avait donc été : $2^{mm},42$ — $1^{mm},29$ — $1^{mm},26$, ce qui fait par vingt-quatre heures : $0^{mm},6$ — $0^{mm},32$ — $0^{mm},31$ (1).

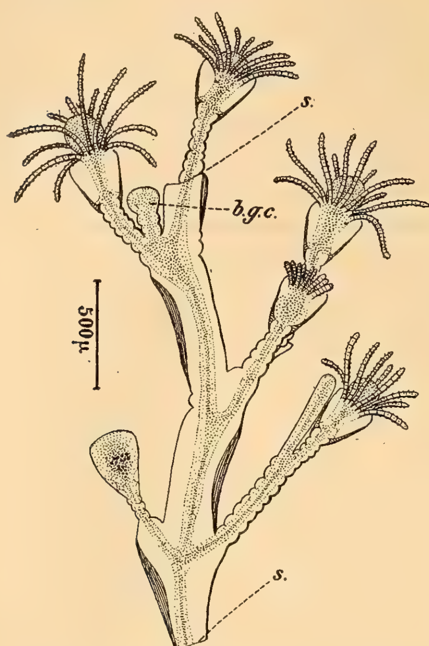


Fig. 30. — *Obelia geniculata* L. — Régénération d'un segment trois jours après avoir été détaché de l'hydrodème : *s.*, lignes suivant lesquelles ont été faites les sections ; *b.g.c.*, bourgeon de gonoclode.

Parfois au bout de trois jours seulement, un gastroméride s'est formé sur le stolon, mais son développement peut être plus tardif et quelquefois le stolon se vide sans avoir donné naissance à un gastroméride.

Sept segments qui avaient été suspendus librement dans l'eau de mer développèrent des gastromérides à leurs extrémités proximale et distale ainsi que sur les sections latérales, mais ne produisirent aucun stolon. Le contact avec le verre favorise donc le développement des stolons, comme chez l'*O. dichotoma*.

La régénération de ces segments fut particulièrement intéressante, car le développement des gastromérides se fit avec une abondance rare. Ainsi un segment de $2^{mm},15$ mis en expérience le 12 mai (température 14°) montrait, le 15 mai, cinq hydranthes parfaitement épanouis et trois bourgeons dont deux renflés (fig. 30). Le bourgeon supérieur

(1) Il est probable que l'accroissement des stolons va d'abord en croissant, puis en diminuant, comme cela se passe chez l'*O. dichotoma* et aussi chez le *Campanularia flexuosa*, comme on le verra plus loin, mais je n'ai pas suivi jour par jour l'allongement des stolons de cette espèce.

(*b.g.c.*) est le stade jeune d'un gonoclade qui mit dix jours à se développer complètement et au bout de ce temps laissa échapper les méduses formées à son intérieur. J'ai trouvé dans le bocal deux de ces méduses; l'une ne possédait que vingt tentacules et l'autre vingt-quatre, qui est le nombre normal des tentacules de la méduse de l'*O. geniculata*. Ce fait est intéressant, car c'est la première fois, à part une observation douteuse de Dalyell ['47], qu'on obtint un tel développement d'un gonoclade sur un petit segment détaché d'un hydrodème.

Il existe également dans les bourgeons de régénération de cette espèce des substances de déchet opaques, de coloration jaunâtre, qui sont rejetées plus tard par les hydranthes.

§ 5. — Régénération du *Campanularia flexuosa* Hcks.

Les expériences de régénération que j'ai entreprises à l'aide de cette espèce portent sur un petit nombre de segments.

Dans une première série d'expériences, dix segments de $2^{mm},8$ à $3^{mm},75$, portant 2 à 3 hydranthes, furent appliqués contre une lame de verre en position directe (extrémité proximale dirigée vers le bas). Cinq furent placés à l'obscurité et cinq furent soumis aux alternatives du jour et de la nuit. Ces segments étaient comparables deux à deux et formèrent tous un stolon proximal ; un seul montra un stolon distal; enfin, quatre développèrent chacun un gastroméride sur la section distale.

Les observations furent poussées, pour les premiers, du 13 avril au 11 mai, et pour les seconds, jusqu'au 8 mai seulement. J'ai noté l'allongement des stolons jusqu'au 28 avril seulement. Le tableau suivant donne l'accroissement pour des périodes de deux jours, la température étant de 12° environ.

Les chiffres marqués à la date du 15 avril indiquent l'accroissement pour les deux jours antérieurs. Pour la période du 19 au 22 avril, qui est de trois jours, j'ai ramené

l'accroissement à ce qu'il aurait été pour deux jours; de même pour la période du 24 au 28 avril.

DATES.	ALTERNATIVES du jour et de la nuit.					OBSCURITÉ.				
	1	2	3		5	1	2	3	4	5
			Prox.	Dist.						
15 avril..	0,66	0,40	0,50	»	0,40	0,16	0,50	0,50	0,76	0,76
17 — ..	0,86	1,09	0,82	0,66	0,82	0,50	1,50	0,72	1,49	1,39
19 — ..	0,72	0,82	0,82	1,38	0,99	0,83	1,56	1,42	1,71	1,55
22 — ..	1,58	1,40	1,52	0,76	1,48	1,20	1,28	1,12	0,98	1,30
24 — ..	1,54	0,00	1,50	0,00	1,00	0,33	0,00	1,58	0,74	0,83
28 — ..	1,29	»	1,21	»	0,96	0,27	»	0,29	0,58	0,66

Les numéros correspondants indiquent des segments comparables, c'est-à-dire ayant la même longueur et portant le même nombre d'hydranthes. Le n° 3, placé dans les conditions ordinaires, a développé un stolon distal et un proximal; le n° 4 a été enlevé accidentellement de la lame de verre sur laquelle il était appliqué, de sorte que je n'ai pu continuer à l'observer.

On peut voir par l'examen de ce tableau que l'accroissement des stolons suit en général une marche régulière. De même que pour l'*O. dichotoma*, il augmente avec le temps, atteint un maximum, diminue ensuite pour devenir nul au bout d'un certain temps; après quoi le stolon se vide peu à peu, lorsqu'il a développé un gastroméride perpendiculairement au support sur lequel il est fixé. Sauf pour le n° 2 dont la courbe de croissance montre deux maxima, cette loi s'est trouvée réalisée. Cette augmentation et cette diminution graduelle de la croissance du stolon sont dues à la même cause que chez l'*O. dichotoma*. Dans les premiers jours, l'accroissement est faible, parce qu'il se développe latéralement de nouveaux hydranthes; mais au bout d'un certain temps, ces hydranthes et les hydranthes primitifs meurent et sont peu à peu résorbés; c'est le moment d'accroissement maximum, car le stolon profite des matériaux

nutritifs qui proviennent de cette dégénérescence des hydranthes. Au fur et à mesure que ces matériaux s'épuisent, l'accroissement diminue; souvent une autre cause de cette diminution est l'apparition sur le stolon d'un gastroméride qui utilise pour son compte une partie des matériaux nutritifs. Je ferai remarquer, comme on peut le voir en comparant les chiffres du tableau de la page 99 à ceux du tableau précédent, que l'accroissement des stolons est plus lent chez le *C. flexuosa* que chez l'*O. dichotoma*.

J'indiquerai également que le bourgeon du premier gastroméride apparaît tardivement sur le stolon ; celui qui est né le premier ne s'est montré qu'au bout de dix jours, tandis que les autres ne se développèrent qu'au bout de dix-sept à dix-huit jours. Le bourgeon du gastroméride est rigide et l'hydranthe apparaît tardivement à son sommet. Chez l'*O. dichotoma* le développement du premier gastroméride est beaucoup plus rapide ; aussi l'hydrocaule de cette espèce est-elle plus flexible et atteint-elle une plus grande taille.

L'examen du tableau montre aussi qu'on ne peut tirer aucune conclusion quant à l'influence de l'obscurité sur le développement de ces stolons. Tantôt l'accroissement à la lumière est plus rapide et tantôt il est plus lent qu'à l'obscurité. Pour avoir des résultats probants il faudrait comparer des segments égaux au point de vue de la régénération, et cette condition ne peut guère être réalisée car il est difficile, sinon impossible, d'apprécier la quantité de matériaux nutritifs que renferment ces segments. On comprend pourtant que ces conditions internes de nutrition ont nécessairement une grande répercussion sur l'accroissement des stolons.

Il semble que l'absence de lumière ait eu pour effet de retarder considérablement le développement d'un gastroméride sur le stolon au point de l'empêcher. En effet, aucun des stolons à l'obscurité n'en avait formé le 11 mai, c'est-à-dire au bout d'un mois environ; ensuite les stolons se sont vidés, tandis qu'un hydranthe apparaissait sur le segment

en expérience, soit latéralement, soit distalement, mais aucun sur le stolon.

Loeb [: 00] a observé qu'en plaçant des segments de colonie d'une Campanulaire au fond d'un vase, les hydranthes en contact avec le verre montraient des phénomènes de dégénérescence qu'il a étudiés et figurés. Je ne pense pas que le contact puisse ainsi déterminer la mort des hydranthes et je crois qu'il faut plutôt attribuer cette mort à l'absence d'oxygène dans le fond du vase, car dans les expériences que je viens de rapporter, les hydranthes des segments de *C. flexuosa* continuèrent à vivre pendant plusieurs jours, bien qu'ils fussent en contact avec une lame de verre et ce, je crois, parce qu'ils se trouvaient dans de l'eau parfaitement aérée.

Dans une autre série d'expériences, j'ai suspendu librement huit segments de $3^{mm},6$ à $3^{mm},8$. Un seul s'est vidé sans avoir rien donné ; les autres ont donné par régénération, soit des stolons proximaux ou latéraux, soit des hydrocaules distales ou latérales (1) réduites à leur premier gastroméride. C'est ce qu'indique le tableau suivant :

SEGMENTS en expérience.	NOMBRE DES			
	STOLONS		HYDROCAULES	
	proximaux.	latéraux.	distales.	latérales.
7	2	2	2	1

On voit ainsi que lorsque les segments sont suspendus, le nombre des stolons est moindre que lorsqu'il y a contact avec le verre.

J'ai observé également la formation d'un stolon à l'extrémité proximale d'un segment placé en position inverse et

(1) Les hydrocaules ou les stolons latéraux apparaissaient sur la section des rameaux.

appliqué contre une lame de verre. Enfin certaines colonies que j'avais coupées à leur base et que j'avais conservées dans un cristallisoir développèrent un gastroméride sur la surface de section et montrèrent des phénomènes de rédintégration. Certains pédoncules bourgeonnaient à travers l'hydrothèque vide et se terminaient par un nouvel hydranthe. J'ai vu une fois le pédoncule d'une gonothèque vide se continuer à travers cette gonothèque (fig. 29, p. 94) et finalement donner un hydranthe. La régénération est aussi accompagnée de la formation de substances de déchet jaunâtres et opaques qui sont rejetées par l'hydranthe.

§ 6. — Régénération du *Clava squamata* O. F. Müll.

J'ai repris à Paris les expériences de régénération que j'avais entreprises au laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue et je suis arrivé à des résultats plus complets que ceux signalés dans une note préliminaire [: **02**].

Je signalerai tout d'abord la transformation subie par un gastroméride après qu'il eut été détaché de la colonie, car, dans la majorité des cas, la plupart des sujets soumis à l'expérimentation se comportent de la même façon.

Le gastroméride en question a été isolé, le 3 avril, dans un vase de Pétri placé au fond d'un cristallisoir, sous une faible épaisseur d'eau de mer, dans laquelle barbotait de l'air envoyé par une trompe soufflante. Quelques jours après, ce gastroméride a rétracté ses tentacules et s'est transformé en une masse arrondie hérissée de quelques mamelons, seul reste de l'hydranthe et de ses tentacules. Le 14 avril, on pouvait apercevoir sept bourgeons naissant de la base de cette masse arrondie sur laquelle on distinguait encore les mamelons tentaculaires (fig. 31). Certains de ces bourgeons fixés sur le fond du vase sont de véritables stolons (*st.*), tandis que les autres sont libres (*b. g.*). Au bout d'une semaine, le 21 avril, une transformation complète s'est opérée; les

bourgeons libres ont émis des tentacules et sont devenus de jeunes gastromérides (fig. 32, *g.*); les stolons (*st.*) se sont allongés. Peu de temps après (le 30 avril), apparaissent sur

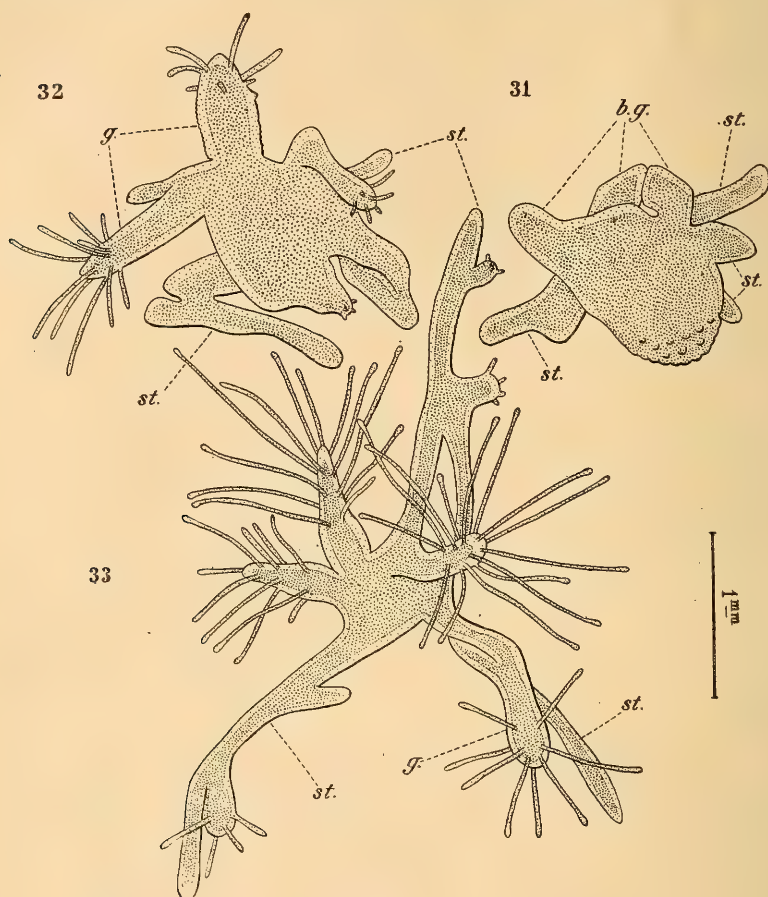


Fig. 31, 32 et 33.

Fig. 31. — *Clava squamata* O. F. Müll. — Gastroméride rétracté ayant formé des bourgeons libres (*b.g.*) et des stolons (*st.*). — Fig. 32. Id. Une semaine après les bourgeons libres ont donné des gastromérides (*g.*). — Fig. 33. Id. le 30 avril.

ces stolons de nouveaux gastromérides et la jeune colonie revêt l'aspect représenté par la figure 33.

Première expérience. — Des gastromérides furent déta-

chés au ras de l'hydrorhize. Dans ces conditions leur extrémité proximale est conique et légèrement effilée; ils furent appliqués et maintenus contre une lame de verre. Les observations ont porté sur trente-cinq individus; cinq seulement formèrent un hydranthe directement sur l'extrémité proximale, les autres donnèrent d'abord un stolon sur lequel se développa ensuite un hydranthe. Seuls les individus placés dans un bocal à barbotement d'air développèrent directement un hydranthe; ceux qui avaient été placés dans le cristallisoir, bien que l'eau fût aérée par l'air venant d'une trompe soufflante (1), donnèrent d'abord naissance à un stolon et ensuite aux hydranthes. Le gastroméride mère se conservait en bon état pendant un certain temps, après quoi apparaissaient les phénomènes de dégénérescence que je signale ci-dessus, en même temps de nouveaux stolons et hydranthes se développaient à sa base, comme dans l'exemple cité plus haut.

Deuxième expérience. — Six gastromérides sectionnés à leur base, au lieu d'être simplement détachés, se comportèrent de la même façon dans un bocal à aération continue. L'opération fut faite le 25 avril, le 30 avril trois gastromérides montraient sur leur base sectionnée et cicatrisée quelques saillies tentaculaires très courtes et, le 1er mai, il s'était formé de véritables tentacules (fig. 34, *h. a. r.*); le 6 mai le jeune hydranthe comptait dix à douze tentacules (fig. 35, *h. a. r.*). Dans cette expérience, comme dans la première, la lame sur laquelle étaient appliqués les *Clava* était verticale et la surface coupée tournée vers le bas. Les trois autres gastromérides développèrent d'abord un stolon (fig. 36, *st. r.*) sur lequel se forma un hydranthe (*h. a. r.*). L'exemplaire dessiné a même développé un stolon latéral. Les choses se passent ensuite comme précédemment, c'est-

(1) L'aération n'était pas aussi parfaite que dans le bocal, car à cause de la faible pression, l'air insufflé arrivait à la surface et ne pouvait déterminer un brassage de la masse d'eau.

à-dire qu'il se développe de nouveaux stolons, tandis que le gastroméride mère dégénère. Cette résorption du gastroméride initial est plus ou moins tardive, car certains au bout d'un mois sont encore en bon état.

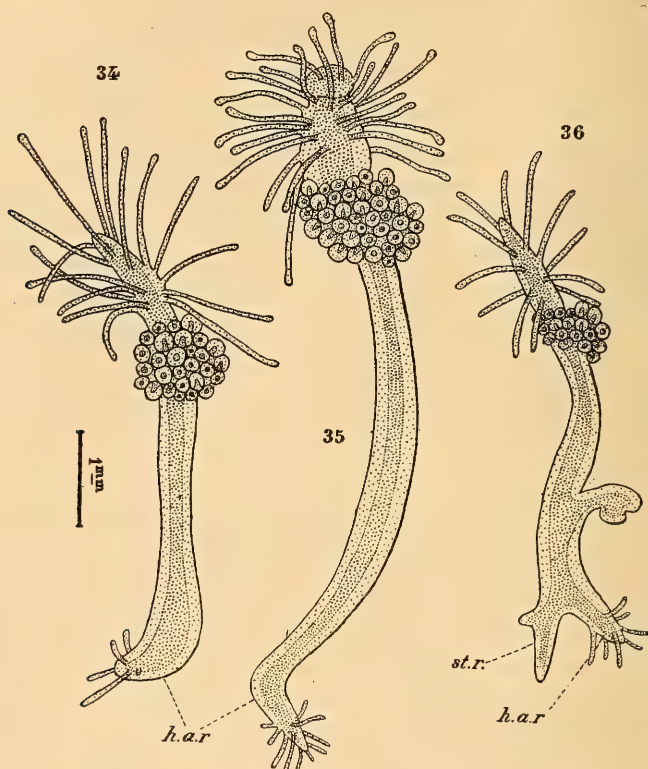


Fig. 34, 35 et 36.

Fig. 34. — *Clava squamata* O. F. Müll. — Gastroméride sectionné à la base ayant développé un hydranthe de régénération (*h.a.r.*). — Fig. 35. Id. six jours après. — Fig. 36. Gastroméride sectionné à la base ayant formé un stolon de régénération (*st.r.*) sur lequel est apparu un hydranthe (*h.a.r.*).

Six gastromérides, sectionnés de même à la base et placés dans le cristallisoir aéré, ne développèrent pas directement un hydranthe à leur extrémité coupée, mais d'abord un stolon comme dans la première expérience.

Les résultats que j'avais obtenus à Saint-Vaast furent

moins complets, car je n'avais pas obtenu le développement d'un hydranthe sur la surface cicatrisée et le développement de stolons avait été bien moins intense.

Troisième expérience. — L'hydranthe est détaché de son pédoncule, la section étant faite au-dessus ou au-dessous du bouquet de gamomérides. A Saint-Vaast je n'avais obtenu qu'une fois un hydranthe incomplet, dans un cas où la section avait été faite au-dessus du bouquet de gamomérides; cinq jours après l'opération un hypostome se montrait et deux jours plus tard il s'était développé quatre tentacules. Le nombre des tentacules s'éleva à six, puis l'individu entra dans la phase de dégénérescence. A Paris, j'ai sectionné, immédiatement en arrière des tentacules, des gastromérides jeunes n'ayant pas encore développé de gamomérides et sur vingt-sept opérés (huit placés dans un bocal à barbotage d'air, dix-neuf dans un cristallisoir à eau aérée) j'ai obtenu seulement deux régénérations complètes d'hydranthes après cicatrisation de la blessure. L'un de ces hydranthes s'est développé dans le bocal, l'autre dans le cristallisoir; mais tandis que le premier comptait neuf tentacules, le quatrième jour après l'opération, le second ne s'était pas encore formé; le septième jour il ne présentait que trois courts tentacules. Tous les autres pédoncules furent peu à peu résorbés pendant qu'il se développait à la partie proximale des stolons sur lesquels naissaient des gastromérides.

Ces deux séries d'expériences montrent que l'aération parfaite réalisée dans le bocal à barbotage d'air favorise la formation directe des hydranthes sur la surface de section, tandis que dans de l'eau insuffisamment aérée il se forme surtout des stolons sur lesquels apparaissent plus tard des hydranthes.

Quatrième expérience. — Dix gastromérides furent sectionnés à leur base et vers le milieu. Les parties distales qui comprenaient l'hydranthe, de même que les moitiés proximales, développèrent des stolons, et ensuite des gastromé-

rides à leur extrémité proximale; aucun hydranthe n'apparut sur l'extrémité distale des moitiés proximales.

Cinquième expérience. — Quatre gastromérides furent sectionnés longitudinalement et les huit moitiés mises en observation. Les tentacules se rétractèrent et bientôt chaque moitié forma une masse irrégulière qui développa des stolons sur lesquels apparurent de jeunes gastromérides.

Histologie des bourgeons de régénération chez l'*Obelia dichotoma*.

Les auteurs, ainsi que je l'ai indiqué dans l'historique, ne sont pas d'accord sur la question de savoir si la régénération est accompagnée de divisions cellulaires, c'est-à-dire de formation de tissus nouveaux, ou s'il y a utilisation des tissus anciens.

Dans le but de résoudre cette question, j'ai pratiqué des coupes dans les bourgeons de régénération de l'*O. dichotoma*, mais seulement dans ceux qui doivent donner un gastroméride. Lorsqu'on a affaire à des segments appartenant à une partie jeune de la colonie, les cellules endodermiques du bourgeon de régénération, à partir du sommet et jusqu'à une certaine distance, sont bourrées de sphérules vitellines fortement colorables par les colorants et en particulier par la safranine. Les cellules endodermiques du segment de tige et celles de la base du bourgeon en sont presque totalement dépourvues. Dans l'ectoderme et surtout au sommet, les cellules montrent quelques granulations colorables par la safranine.

Dans les bourgeons qui proviennent de segments d'une région âgée, les cellules endodermiques au sommet du bourgeon sont dépourvues de sphérules vitellines et offrent l'aspect caractéristique que j'ai figuré à l'extrémité des stolons de la même espèce (Pl. IV, fig. 9). Les cellules endodermiques riches en sphérules vitellines n'occupent alors que la région moyenne du bourgeon.

Dans l'ectoderme du segment on trouve quelquefois une quantité telle de cnidoblastes qu'ils constituent presque tout l'ectoderme, tandis qu'on n'en trouve que très peu dans l'ectoderme du bourgeon qui s'est formé aux dépens de ce segment, si ce n'est à la base ou à une petite distance de la base.

Je n'ai pas vu de divisions cellulaires nettes; toutefois, dans l'ectoderme de certains bourgeons, j'ai observé vers l'extrémité une grande quantité de noyaux possédant deux nucléoles ; quelques-uns en présentaient trois et même quatre. Je pense qu'il s'agit là de divisions nucléaires directes ou de divisions du même genre que celles que j'ai signalées (p. 64) dans les bourgeons de gastromérides issus des stolons. Ce qui me confirme dans cette dernière opinion, c'est que certains karyosomes, clairs au centre, montraient la concentration de leur chromatine à la périphérie, prélude de leur division, comme je l'ai indiqué plus haut.

Je crois donc pouvoir affirmer que dans la régénération de l'*O. dichotoma*, il y a réellement formation de nouveaux tissus par division cellulaire. Si l'on ne voit pas plus souvent de divisions cellulaires dans les bourgeons, c'est que ces divisions se font par poussées, comme l'indique bien le cas que j'ai signalé p. 64, où toutes les cellules étaient nettement en voie de division. Il faut donc avoir la chance de fixer le bourgeon au moment d'une de ces poussées pour trouver des divisions cellulaires.

Sans doute les cellules endodermiques sont moins hautes dans les segments après la formation des bourgeons de régénération, mais je ne pense pas qu'on puisse attribuer à cet aplatissement un rôle important dans l'allongement du bourgeon. Comme je l'ai indiqué pour les tiges, à la place de certaines cellules endodermiques qui se sont vidées de leurs sphérules vitellines, il existe un vide ; l'aplatissement des cellules endodermiques contribuerait à boucher les vides qui se forment et à rétablir la continuité. Il est difficile d'observer des divisions nucléaires dans l'endoderme, à cause de la présence des sphérules vitellines.

La présence de cnidoblastes en nombre assez grand à la base, ou à quelque distance de la base du bourgeon de régénération, provenant d'un segment dont l'ectoderme en est bourré, peut mieux s'expliquer par une poussée due à la formation de nouvelles cellules, que par un transport des anciens tissus, comme l'admettent certains auteurs. En effet, dans ce dernier cas, ces cnidoblastes devraient être à peu près également répartis dans toute la longueur du bourgeon et non être localisés à la base. Lorsqu'on les trouve à une certaine distance, ils sont groupés et forment de véritables nids, ce qui vient encore à l'appui de ce que j'avance, car c'est une preuve de la formation de cellules intermédiaires.

Il me semble que l'allongement considérable atteint souvent par les bourgeons de régénération ne peut se comprendre sans divisions cellulaires. Pour des segments d'environ 2 millimètres à $2^{mm},3$, la somme des longueurs des deux premiers gastromérides (un à chaque extrémité) atteignait 6 à 7 millimètres, c'est-à-dire trois fois la longueur des segments en expérience. Lorsqu'il s'agissait de stolons, la longueur des deux stolons a atteint jusqu'à 12 millimètres, sans compter que chaque stolon avait donné naissance à un gastroméride. Il me semble bien difficile qu'un tel développement puisse se faire sans divisions cellulaires.

Il est probable que la régénération se fait aux dépens de cellules restées à l'état embryonnaire, et j'ai trouvé de ces cellules formant des îlots dans l'ectoderme des tiges même âgées (Voy. p. 59). J'admets donc ainsi, avec Cerfontaine [**:02**], qu'il n'y a pas de différence radicale entre la régénération et la multiplication normale par bourgeonnement.

Il arrive parfois que le segment de tige ne donne pas immédiatement naissance à un bourgeon de régénération ; dans ce cas, l'ectoderme sécrète à chaque extrémité une couche de périsarque qui isole le cœnosarque et l'empêche d'être atteint par les Infusoires qui pullulent aux deux extrémités vides du segment de tige.

CONCLUSIONS

Des segments d'hydrocaule d'*Obelia dichotoma*, d'*O. geniculata*, de *Campanularia flexuosa*, développent, à l'une ou à l'autre extrémité, soit des hydrocaules, soit des stolons sans rapport avec la direction de la pesanteur. A l'extrémité distale il peut se développer un stolon, et à l'extrémité proximale une hydrocaule (*hétéromorphose*) ou réciproquement (*homomorphose*).

Chez ces différentes espèces, le contact avec un corps solide favorise le développement de stolons et retarde, du moins chez l'*O. dichotoma*, la formation de l'hydranthe; il en est de même aussi chez l'*O. geniculata*. Chez l'*O. dichotoma*, les hydrocaules montrent un stéréotropisme négatif.

L'accroissement des stolons va d'abord en augmentant, atteint un maximum et décroît ensuite. Il est plus rapide que celui des hydrocaules. Chez le *Campanularia flexuosa*, l'allongement des stolons est plus lent et la formation des premiers gastromérides sur les stolons plus tardive.

La régénération à l'une des extrémités dépend de ce qui se passe à l'autre, il en est de même chez l'*O. longissima*. Chez l'*O. dichotoma*, en particulier, j'ai constaté, que si l'accroissement diminue d'un côté il augmente de l'autre. En général, chez cette espèce lorsque le segment est appliqué contre une lame de verre, c'est le stolon qui prend un développement prédominant aux dépens de l'hydrocaule formée à l'autre extrémité; lorsque le segment est suspendu, c'est le contraire qui a lieu.

Chez l'*O. dichotoma*, les bourgeons de régénération formés par les entre-nœuds supérieurs détachés d'un hydrodème s'accroissent plus rapidement, et développent plus vite un hydranthe que ceux formés par les entre-nœuds inférieurs.

Chez cette même espèce, il y a un plus grand développement de stolons à l'obscurité; il en est de même lorsqu'on maintient les entre-nœuds à une basse température qui

arrête la régénération, et qu'on place ensuite les segments dans des conditions ordinaires.

Pour les hydrocaules de régénération (*O. dichotoma*), la rapidité de croissance a été plus grande à la lumière qu'à l'obscurité, du moins en ce qui concerne les segments suspendus librement dans l'eau de mer.

De courts segments d'*O. geniculata* suspendus dans l'eau de mer ont donné naissance à un grand nombre de gastromérides, et un d'entre eux a développé un gonoclade d'où sont sorties des méduses.

La régénération de l'*O. longissima*, espèce essentiellement scissipare, est différente de celle des espèces précitées, en ce sens que la formation de stolons est extrêmement rare. En général, il n'y a qu'une seule extrémité qui bourgeonne une hydrocaule, et le plus souvent c'est l'extrémité proximale (*hétéromorphose*). Parfois le bourgeon de régénération apparaît tardivement.

Dans le développement des bourgeons de régénération de ces différentes espèces, il apparaît des corpuscules de couleur jaunâtre par réflexion, et noire par transmission (à cause de leur opacité). Ces corpuscules sont des substances de déchet qui, plus tard, sont rejetées au dehors par l'hydranthe.

Ces différentes espèces montrent des phénomènes de *rédintégration*. Après la mort d'un hydranthe, le pédoncule se prolonge à travers l'hydrothèque vide pour se terminer par un nouvel hydranthe.

Des gastromérides de *Clava squamata*, détachées ou coupées à leur base, développent directement un hydranthe ou bien un stolon sur lequel apparaît un gastroméride.

Des gastromérides jeunes, sans gamomérides coupés en arrière des tentacules, régénèrent rarement un hydranthe sur la surface coupée, mais en général les individus ainsi opérés développent des stolons à leur extrémité proximale.

Des gastromérides sectionnés vers leur milieu n'ont donné qu'un développement de stolons sur les surfaces de section.

Des gastromérides apparaissent ensuite secondairement sur ces stolons.

Des gastromérides sectionnés longitudinalement après avoir rétracté leurs tentacules donnent lieu à un développement semblable.

La formation de bourgeons de régénération est accompagnée de divisions cellulaires, du moins chez l'*O. dichotoma*, seule espèce étudiée à ce point de vue.

CHAPITRE VI

GREFFES

HISTORIQUE

Les expériences de Trembley [**1744**] sur la greffe de deux Hydres peuvent être considérées comme les premières qui aient été réalisées chez les animaux. Ayant coupé une Hydre transversalement, il appliqua l'une contre l'autre les deux surfaces coupées et put obtenir une union durable ; il réussit à unir de la même façon des segments appartenant à deux Hydres différentes, mais ne put obtenir l'union permanente de deux segments appartenant à deux Hydres d'espèces différentes.

Wetzel [**'95**] ayant coupé en deux deux Hydres *(Hydra fusca)* greffait les deux segments antérieurs par les surfaces aborales et les deux segments postérieurs par les surfaces orales ; mais au lieu de mettre en contact simplement les surfaces à unir, comme le faisait Trembley, il enfilait les deux segments sur une soie de porc et appliquait ensuite l'une contre l'autre les deux surfaces de section. Peu de temps après l'union, on voit apparaître des phénomènes de régénération ; les segments antérieurs réunis développent au bout de deux à trois jours, au point d'union ou dans son

voisinage, une ou deux saillies qui deviennent de nouveaux pieds et les Hydres se séparent alors. La séparation s'est faite une fois au bout de trois mois. Lorsque les Hydres sont unies par leurs surfaces orales, il se forme au point d'union un double cercle de tentacules et les deux polypes peuvent ensuite se séparer.

Wetzel ['98] reprit plus tard ses expériences de greffe sur d'autres espèces d'Hydres. Il coupa deux Hydres *(Hydra grisea)* en deux et les unit par leur section aborale, puis lorsque l'union fut complète, il sectionna la tête à l'une des Hydres; dans ces conditions, au bout de peu de temps il se développa un pied sur la surface coupée. C'est un cas d'hétéromorphose intéressant à signaler, car chez l'Hydre, des segments isolés n'ont jamais donné d'hétéromorphose.

Wetzel tenta également de greffer des segments appartenant à deux espèces différentes et parvint à unir une tête d'*Hydra grisea* sur un pied d'*H. fusca* et *vice versa*; les segments se séparaient ensuite après régénération. Les mêmes greffes entre l'*H. viridis* et l'*H. fusca*, de même qu'entre l'*H. grisea* et l'*H. viridis*, ne réussirent pas.

Rand ['99], au lieu de greffer les segments dans le sens de la longueur, greffait une Hydre sur une autre, mais latéralement, après avoir incisé la seconde au point où il voulait établir l'union. Dans ces conditions, il y avait soudure des deux individus, mais le greffon au bout d'un certain temps atteignait par migration la base du sujet et se détachait après avoir formé un pied. Si préalablement on avait coupé la tête du greffon avant de le greffer, le greffon régénérait une nouvelle tête avant de se séparer, pourvu qu'il fût assez volumineux; autrement il était résorbé.

Peebles [: 00] obtint des greffes persistantes avec des individus d'*Hydractinia* ou de *Podocoryne* appartenant à la même colonie ou à des colonies différentes; cet auteur put unir des gastromérides avec des gonomérides et des dactylomérides. Dans de telles unions aucune influence n'est exercée par l'un des composants sur l'autre; chacun, après

section, est capable de se régénérer comme s'il était seul.

Peebles [: **02**] expérimenta plus tard sur le *Tubularia mesembryanthemum* Allm. ; les greffes d'un petit segment sur un long donnèrent lieu à des phénomènes de régénération intéressants.

Hargitt [: **99**] obtint des unions durables entre des segments appartenant aux genres *Eudendrium*, *Pennaria* et *Parypha*, mais ses tentatives demeurèrent infructueuses avec les *Campanulariidæ*. Il n'obtint pas non plus de résultats positifs dans ses tentatives d'union de deux espèces différentes, sauf en ce qui concerne l'*Eudendrium dispar* Ag. et l'*E. ramosum* Allm. Ce même auteur tenta avec succès des expériences de greffes sur une méduse, le *Gonionemus vertens* Ag.

King [: **02**, : **03**] fit également une série d'expériences intéressantes sur les greffes chez l'Hydre et montra, en greffant l'une sur l'autre une Hydre de couleur foncée et une de couleur claire, que la tête régénérée au point d'union est formée par les deux composants.

Hefferan [: **02**] tend à concilier les deux opinions de Peebles et de Rand sur la séparation du greffon d'avec le sujet. Hazen [: **02**] reprit et compléta les expériences de Peebles sur les greffes de *Podocoryne* et d'*Hydractinia* et arriva à des résultats analogues, sauf une fois où le sujet exerça une action sur le greffon.

Ces diverses expériences viennent à l'appui de l'opinion de Giard ['**96**] qui, dans une note, donne la conclusion suivante : « De tous ces faits, il me paraît qu'il n'existe aucun antagonisme entre la Greffe et la Régénération, mais que ces processus sont plutôt deux modes de manifestations différents d'une même propriété ; la tendance de la matière vivante à constituer des complexes homophysaires ou hétérophysaires aussi bien équilibrés que possible. Quand des éléments cellulaires possédant encore un certain potentiel plastique sont excités par une section, ils donnent lieu, soit à une Régénération, soit à une Greffe, suivant la position qu'ils occupent et suivant les contacts qu'ils reçoivent des

agents extérieurs (cas de la Régénération) ou des cellules avoisinantes (cas de la Greffe). » Mes observations confirmeront encore cette opinion.

Giard, dans sa note, appelle greffe *autoplastique* la greffe d'une partie empruntée à un être vivant et soudée sur cet être lui-même; greffe *homoplastique*, la greffe entre des individus de même espèce; enfin, greffe *hétéroplastique*, la greffe entre parties appartenant à des espèces différentes.

OBSERVATIONS

§ 1. — Greffes de *Clava squamata* O. F. Müll.

Mode opératoire. — Pour déterminer la soudure des deux surfaces sectionnées, j'ai utilisé le procédé de Wetzel ['**95**]. Pour les greffes latérales, je sectionne à la base le gastroméride qui doit servir de *greffon*, j'introduis un crin très fin dans sa cavité digestive par l'orifice de section et je le fais sortir par la bouche. Le crin doit avoir une longueur plus grande que le greffon que je fais glisser de façon à ce qu'il occupe la partie médiane du crin. Je prends de préférence un crin noir parce qu'il tranche nettement sur les tissus clairs du *Clava*. Ensuite je fais une incision dans la paroi de l'hydranthophore du *sujet*, soit avec des ciseaux fins, soit avec un scalpel bien affilé du bout. Ceci fait, avec une aiguille fine je perce la paroi opposée à l'incision, j'introduis dans l'ouverture pratiquée le bout de crin qui déborde la partie proximale du greffon et j'applique l'une contre l'autre les deux surfaces de section; je les maintiens en contact pendant un certain temps à l'aide de pinces, puis j'abandonne la greffe à elle-même. Cependant, il faut surveiller de temps en temps les animaux en expérience. En effet, pendant toute la durée de l'opération ils sont fortement rétractés, mais après ils s'étendent et le greffon glisse souvent le long du crin; il faut alors de nouveau ramener les surfaces de section en contact. Toutes ces opérations s'effectuent facilement sous

la loupe ou à l'œil nu dans de petits vases de Pétri renfermant une mince couche d'eau de mer. Au bout d'un temps variable, qui ne dépasse pas une heure, la soudure est complète et on peut retirer le crin. Parfois cependant certains greffons n'arrivent pas à se souder.

Pour les greffes faites suivant la longueur, il suffit d'enfiler les gastromérides ou les parties de gastromérides sur un même crin, de maintenir en contact les surfaces de section et de retirer le crin lorsque la soudure est complète.

La figure 37 montre comment je dispose sujet et greffon dans l'opération du greffage latéral. Les deux individus sont représentés écartés, mais il n'y a plus qu'à tirer le bout proximal du crin pour assurer le contact.

I. — Greffes latérales.

Première expérience. — *Greffes de gastromérides d'une même colonie.* — Lorsqu'on greffe un gastroméride sur un autre dans sa région médiane, l'union est persistante et les deux hydranthes restent en bon état avec leurs tentacules en extension pendant un temps qui a varié dans mes expériences depuis deux à trois jours jusqu'à vingt-cinq jours. Au bout de ce temps, le sujet ou le greffon manifeste les phénomènes de dégénérescence que je signale page 146.

La figure 38 représente, le 29 mai, l'état d'une greffe faite le 13 ; l'hydranthe du sujet a été résorbé ; le pédoncule, qui ne porte plus que trois gamomérides, est réduit en longueur. Le greffon au contraire est en bon état. Ensuite le sujet a diminué peu à peu de taille et est pour ainsi dire rentré dans l'hydrorhize ; alors le greffon est arrivé à s'insérer directement sur l'hydrorhize et ne se distinguait plus des autres gastromérides de la colonie. Parfois le greffon était atteint par la dégénérescence et résorbé en même temps que le sujet.

Souvent, au point où le greffon s'insère sur le sujet, il se développe un petit bourgeon (fig. 38, *st.*) dont la nature stolo-

nique est indiquée par ce fait qu'il se fixe facilement aux verres des vases servant aux expériences. Il est recouvert des particules diverses qui flottent dans l'eau et qu'il a agglutinées, grâce à la sécrétion d'une substance visqueuse. Ce

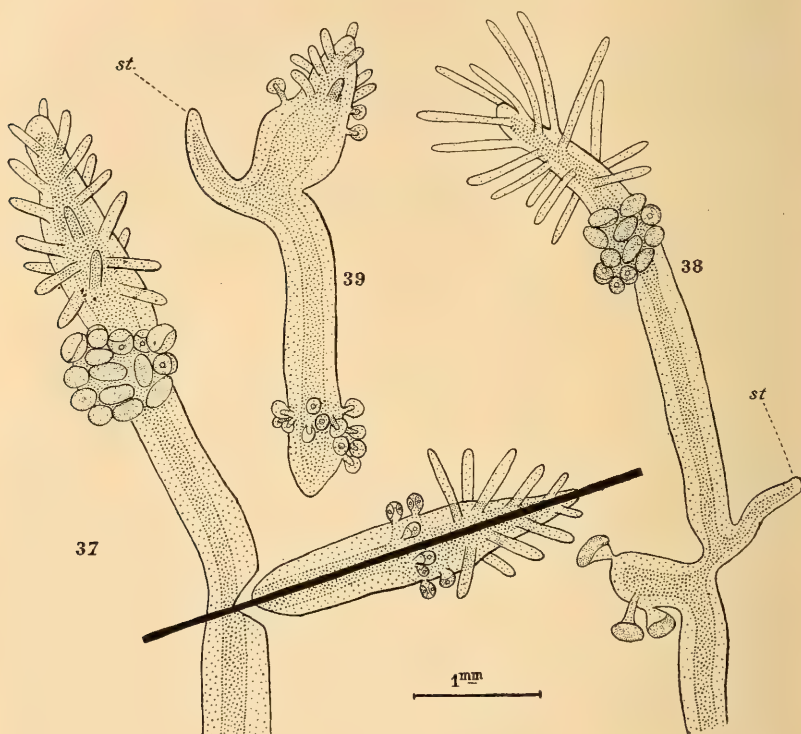


Fig. 37, 38 et 39.

Fig. 37. — *Clava squamata* O. F. Müll. — Mode opératoire du greffage latéral. — Fig. 38. Greffe âgée, le sujet ne montre plus que trois gamomérides : *st.*, stolon. — Fig. 39. Greffe longitudinale : *st.*, stolon.

stolon n'atteint jamais qu'une faible longueur et souvent ne persiste que peu de temps, étant finalement résorbé par le greffon.

Lorsque le greffon dégénère le premier, il est en partie résorbé par le sujet; je n'ai jamais observé la résorption complète, car avant quelle fût accomplie le sujet dégénérait et était lui-même résorbé.

Deuxième expérience. — *Greffes de gastromérides de colonies différentes.* — Qu'il s'agisse de gastromérides de même sexe ou de sexes différents (mâles sur femelles ou femelles sur mâles), les choses se passent comme précédemment.

Troisième expérience. — *Greffes de parties de gastromérides.* — Le pédoncule de l'hydranthe sectionné à la base et au-dessous du bouquet de gamomérides est greffé latéralement sur un gastroméride complet. Cinq greffes de cette nature ont été faites ; les cinq greffons ont été peu à peu résorbés par les sujets avant que ceux-ci fussent complètement dégénérés.

Dans une autre série, trois gastromérides sectionnés au-dessus des gamomérides ont été greffés sur des gastromérides complets. Les sujets sont entrés en dégénérescence au bout de six jours, avant que les greffons qui avaient mûri leurs éléments sexuels et perdu finalement leurs gamomérides fussent résorbés. Dans ces deux séries d'expériences, les greffons appartenaient à la même colonie que les sujets.

II. — Greffes longitudinales.

Première expérience. — *Gastromérides soudés par leur extrémité proximale.* — On peut unir facilement deux gastromérides qui ont été sectionnés à leur base, en appliquant l'une contre l'autre les deux surfaces de section. Les deux gastromérides forment alors, comme dans les expériences de Wetzel sur l'Hydre, un polype à deux têtes qui a pu vivre dans deux cas près d'un mois, et dans un autre une dizaine de jours, avant qu'apparussent les phénomènes de dégénérescence. Peu de temps après l'union des deux gastromérides, la ligne de soudure est complètement effacée. Dans deux cas il s'est produit au niveau de la soudure un petit stolon qui fixait le gastroméride double au fond du vase. Il est probable que si ces greffes avaient été placées dans de l'eau bien aérée et non dans le fond d'un vase, comme je le faisais lors de

ces expériences à Saint-Vaast, ce stolon aurait développé de nouveaux hydranthes pendant que les gastromérides mères se résorbaient. J'ai montré, dans le chapitre de la régénération, que ce développement se produit lorsque l'eau est bien aérée.

Deuxième expérience. — *Greffe du pédoncule d'un gastroméride interposé entre l'extrémité proximale et l'hydranthe d'un autre gastroméride.* — J'ai sectionné un gastroméride à la base et au-dessous des gamomérides. Ensuite j'ai coupé un autre gastroméride en deux et j'ai interposé entre les deux moitiés le pédoncule précédemment isolé. Les trois segments ne tardent pas à se souder ; pendant quelque temps on aperçoit les lignes de soudure ; mais bientôt toute ligne de démarcation s'efface et on ne distingue plus les gastromérides greffés des autres gastromérides de la colonie.

Il en est de même lorsqu'on interpose le pédoncule isolé entre la partie distale d'un gastroméride et la moitié proximale d'un autre individu. Dans ces conditions, la greffe est formée de trois parties appartenant à trois gastromérides différents. Les choses se passent comme ci-dessus.

III. — Greffes hétéroplastiques.

J'ai tenté de greffer un *Hydractina* sur *Clava*, mais je n'ai jamais pu obtenir d'union.

§ 2. — Greffes de *Campanulariidæ*.

Mode opératoire. — On a vu que les tentatives de greffes faites par Hargitt [: 99] avec les *Campanulariidæ* n'ont pas réussi ; j'ai été plus heureux que ce naturaliste, et je suis parvenu à unir deux par deux des segments d'*Obelia dichotoma* L. ou d'*O. longissima* Pall. en mettant, soit les extrémités distales en contact, soit les extrémités proximales, soit encore l'extrémité proximale de l'un des segments avec l'extrémité distale

de l'autre. Voici comment je m'y suis pris. J'employais le procédé qui m'a servi pour la régénération ; je maintenais chaque segment à unir par un fil de soie serré contre la lame, les deux fils étant parallèles et assez rapprochés, j'amenais ensuite facilement les extrémités l'une contre l'autre.

I. — Greffes homoplastiques.

*Greffes d'*Obelia longissima *Pall.* — Au début de l'expérience, les tubes de périsarque sont seuls en contact, les cœnosarques étant rétractés à leur intérieur ; bientôt après, les cœnosarques viennent en contact et s'unissent. Une fois l'union opérée, les deux segments se comportent comme des segments simples. Ils développent par régénération un gastroméride à chaque extrémité, ou simplement à une seule ; parfois le cœnosarque de l'un des segments se porte entièrement dans l'autre qui seul donne naissance à un gastroméride à son extrémité libre. Le plus souvent, à l'endroit où a lieu la soudure, apparaît latéralement un gastroméride.

*Greffes d'*Obelia dichotoma *L.* — Les choses se passent comme précédemment et le segment double résultant de la soudure des deux segments se comporte comme un segment simple. Dans les neuf greffes que j'ai faites, il s'est développé à chaque extrémité un bourgeon de gastroméride, mais au point d'union apparurent un, deux et même trois bourgeons de gastromérides.

II. — Greffes hétéroplastiques.

J'ai tenté de provoquer l'union de deux segments appartenant l'un à l'*Obelia dichotoma*, l'autre à l'*O. longissima*, l'extrémité proximale du premier étant mise en contact avec l'extrémité distale du second. Le 5 avril au soir, quatre segments ont été disposés deux à deux, comme je l'ai indiqué ; le lendemain matin, les deux cœnosarques étaient en

contact, et l'on pouvait croire à une soudure; mais, plus tard, le 7 avril au soir, on pouvait voir manifestement qu'il n'en était rien. Les figures 40 et 41 montrent l'état des segments au point de contact. Dans un cas, les deux cœnosarques se touchent encore (fig 41), mais ne sont point unis. Plus tard (22 avril) l'*O. longissima* a développé au point d'union un

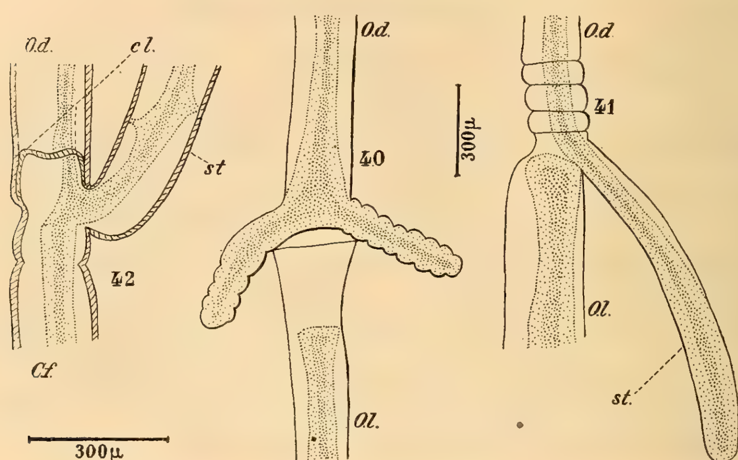


Fig. 40, 41 et 42.

Fig. 40 et 41. — Greffes d'*Obelia dichotoma* L. (*O.d.*) sur *O. longissima* Pall. (*O.l.*) : *st.*, stolon. — Fig. 42. Greffes d'*O. dichotoma* (*O.d.*) sur *Campanularia flexuosa* Hcks. (*C.f.*) : *cl.*, cloison ; *st.*, stolon.

gastroméride. Dans le second cas, l'*O. dichotoma* a donné deux bourgeons annelés à leur début (fig. 40) ; ces bourgeons s'allongent plus tard en stolons; le cœnosarque de l'*O. longissima* s'est retiré à l'intérieur du tube de périsarque. Le segment de l'*O. longissima* n'a pas formé de gastroméride au point de contact, mais il s'en est développé un latéralement sur une branche coupée.

Dans une autre série d'expériences où les extrémités distales des deux composants avaient été mises en contact, l'*O. longissima* étant situé inférieurement, les choses se sont passées de la même façon : les cœnosarques sont venus en contact mais sans s'unir. Dans les deux cas, l'*O. dichotoma* a développé un bourgeon au point de contact, et ce

bourgeon a donné un gastroméride, tandis qu'à l'extrémité proximale dirigée vers le haut, il se formait un stolon. L'*O. longissima* n'a rien donné au point de contact, mais a développé un gastroméride à l'extrémité proximale.

Je n'ai pas réussi davantage à unir deux segments appartenant l'un à l'*O. dichotoma*, l'autre au *Campanularia flexuosa ;* il y avait un développement de bourgeons analogue à celui que je viens de décrire et je n'y reviendrai pas. Je relaterai cependant un fait curieux obtenu une fois. Les deux segments avaient été mis en contact par leur extrémité proximale (fig. 42); le surlendemain le segment du *C. flexuosa* (*C. f.*) avait poussé un bourgeon proximal, qui avait pénétré à l'intérieur du segment d'*O. dichotoma* (*O. d.*) en refoulant le cœnosarque; mais on constatait facilement qu'il n'y avait pas d'union entre les deux cœnosarques. Quelques jours plus tard, le *C. flexuosa* avait développé un stolon latéral (*st.*) et l'on pouvait voir, qu'il s'était formé une cloison (*cl.*) au point où les cœnosarques des deux espèces étaient venus s'accoler. Les deux cœnosarques avaient ainsi réagi contre l'union.

Dans ces différentes greffes, tant homoplastiques, qu'hétéroplastiques, il y avait soudure des deux tubes de périsarque; mais le périsarque étant une substance inerte, ce phénomène n'a rien d'intéressant.

CONCLUSIONS

Les greffes latérales de *Clava squamata* sont persistantes, sujet et greffon se comportent comme s'ils étaient seuls et ne se séparent pas comme dans le cas de l'Hydre; il est indifférent que le greffon appartienne à la même colonie ou à des colonies différentes et soit de même sexe que le sujet ou de sexe différent. Au point de soudure, il se forme souvent un petit stolon.

Lorsque le greffon ne comprend que le pédoncule de l'hydranthe, il est résorbé par le sujet.

Les greffes formées par différents segments unis dans le sens longitudinal sont également persistantes.

Les greffes *homoplastiques* de *Campanulariidæ* (*Obelia dichotoma, O. longissima*) sont possibles, chacun des segments donnant lieu à des phénomènes de régénération comme s'il était seul.

Les greffes *hétéroplastiques : Hydractinia* sur *Clava, Obelia dichotoma* sur *O. longissima* et *Campanularia flexuosa*, ont toujours donné des résultats négatifs ; non seulement les segments ne s'unissent pas, mais dans un cas (*O. dichotoma* sur *C. flexuosa*) les cœnosarques ont réagi et ont formé une cloison au point de contact.

DEUXIÈME PARTIE

HYDROÏDES DE LA BAIE DE LA HOUGUE

SYSTÉMATIQUE, PHYLOGÉNIE, ÉTHOLOGIE, VARIATIONS.

Les Hydroïdes que j'ai récoltés ou qui ont été récoltés dans la baie de la Hougue et dans le voisinage comptent cinquante-six espèces, exception faite des Méduses.

Dans ce qui va suivre, je n'ai point indiqué les caractères de chaque espèce, la description des espèces ayant été faite dans les excellents traités de Hincks ['**68**] et d'Allman ['**72**]. J'insiste sur les particularités et les variations que présentent certaines espèces et, à l'occasion, je donne quelques renseignements éthologiques.

J'indique également l'époque à laquelle les différentes espèces ont été trouvées en voie de reproduction ; mais n'ayant séjourné au laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue que pendant les mois d'avril, mai, juin, juillet et août, les renseignements à ce sujet ne sont valables que pour cette période de temps. Lorsqu'une espèce n'a été trouvée qu'une fois, je signale si elle était ou non pourvue de gamomérides ou de gonomérides.

Le lieu de récolte est également indiqué d'une façon aussi précise que possible. Les dragages ont tous été faits dans les régions du Petit-Nord ou du Grand-Nord, à une profondeur de 20 à 25 mètres.

J'ai groupé en familles les espèces énumérées, mais dès l'abord il est bon de donner un rapide aperçu historique de la systématique des Hydroïdes. Sans m'arrêter aux mémoires anciens, j'arrive immédiatement à l'excellent ouvrage de HINCKS ['**68**] dans lequel il donne une classification satisfaisante pour l'époque ; ALLMAN ['**72**] établit pour les Gymnoblastiques une classification dans laquelle il augmente le nombre des familles de HINCKS qu'il porte de 12 à 21 ; mais dans les généralités qui précèdent son deuxième mémoire sur les Hydroïdes du *Challenger* ['**88**], il réunit des genres qu'il séparait dans son premier système. C'est ainsi que la famille des *Corynidæ* est augmentée de celle des *Syncorynidæ ;* de plus, les *Bimeria* et *Dicoryne*, qui étaient les types de deux familles distinctes, sont rattachés à une famille unique, celle des *Bougainvilliidæ* avec les *Bougainvillia, Perigonimus,* etc... De la sorte, le nombre des familles n'est plus que de 15 ; mais, par contre, ALLMAN subdivise les Calyptoblastiques en un nombre assez considérable de familles.

VON LENDENFELD ['**84**, '**84** *a*, '**87**] a tenté d'établir une classification naturelle des Hydroïdes. Cet auteur a supprimé la barrière qui existe entre les Gymnoblastiques et les Calyptoblastiques et a basé principalement sa division en familles sur la nature des organes de reproduction. Il a plutôt compliqué les choses qu'il ne les a simplifiées et se trouve amené à séparer les genres qui ont des affinités réelles, par exemple, les *Cordylophora* et les *Clava,* et à rapprocher dans une même famille celle des *Blastopolypidæ,* les *Campanularia, Sertularia* et *Dicoryne* qu'il est naturel de séparer, comme on en a l'habitude. D'ailleurs, VON LENDENFELD condamne lui-même son système et montre son instabilité, car dans son catalogue des Hydroïdes de l'Australie ['**87**], la classification ne concorde pas avec celle de deux autres mémoires ['**84**, '**84** *a*] où elle n'est pas davantage concordante, et l'auteur n'indique pas les raisons qui l'on conduit à apporter ces différents changements.

LEVINSEN ['**93**], ensuite SCHNEIDER ['**97**] et BONNEVIE ['**99**]

ont diminué avec juste raison le nombre considérable des familles primitivement établies ; ils ont également groupé dans un même genre des espèces qui étaient autrefois placées dans des genres différents.

Levinsen groupe dans la familles des *Bougainvilliidæ*, un certain nombre de familles anciennes et il donne également plus d'extension à d'autres familles; mais, cependant, il sépare la famille des *Plumulariidæ* de celle des *Aglaopheniidæ*. Il admet que dans la distinction des genres, on ne doit pas attacher d'importance à la formation ou à la non formation de méduses. Bonnevie est également de cet avis et applique ce principe dans le groupement qu'elle donne des espèces. Levinsen par contre établit dans sa famille des *Campanulariidæ* un grand nombre de genres basés uniquement sur la forme de l'opercule.

Schneider ['97] a établi un certain nombre de familles dans lesquelles sont groupées les espèces qui présentent le plus d'affinités. Pour cet auteur, les *Clavidæ* ne doivent pas être placés à la base du système des Hydroïdes, comme on l'a admis jusqu'à présent. Ce sont, d'après lui, les *Corynidæ*, qui sont les formes les plus primitives. On observe, en effet, dit-il, le remplacement des tentacules capités par des tentacules filiformes, dans le passage du *Coryne* au *Stauridium* et du *Pennaria* au *Tubularia*, tandis que le passage inverse n'est jamais observé. Il démembre la famille des *Pennariidæ* telle qu'elle était comprise jusqu'à ce jour; mais il lui conserve son nom en y faisant entrer les *Tubularia* et les genres voisins, *Ectopleura*, *Hybocodon*, *Amalthea*, etc..., dont il ne fait qu'un seul genre, le genre *Tubularia;* par contre, il place le *Stauridium* dans la famille des *Corynidæ*.

Bonnevie ['99] accepte dans ses grandes lignes le système de Schneider, mais avec certaines restrictions. Elle rattache le genre *Pennaria* aux *Corynidæ*, de même que tous les genres qui ont des tentacules disséminés ou formant plus de deux verticilles; tandis qu'elle comprend dans les *Tubulariidæ* toutes les formes dont les tentacules sont groupés en

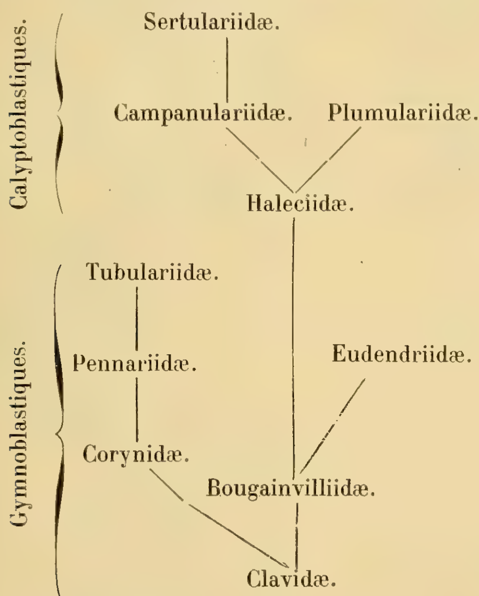
deux verticilles nettement séparés, un à la base, et l'autre à l'extrémité distale de l'hydranthe. D'après cette distinction, les genres *Acaulis* et *Pennaria* sont rattachés aux *Corynidæ*, et les genres *Heterostephanus*, *Acharadria* et *Vorticlava* aux *Tubulariidæ*. Elle fait une famille à part des *Bougainvilliidæ*, contrairement à SCHNEIDER qui rattache ces formes aux *Clavidæ*. De plus, elle n'admet pas que le genre *Myriothela* soit, ainsi que le dit SCHNEIDER, « ein echter Corynide » et en fait une famille à part.

J'adopterai le groupement des familles tel que SCHNEIDER l'a établi, en tenant compte toutefois des restrictions présentées par BONNEVIE ; mais aussi sans nier que les *Tubulariidæ* dérivent des *Corynidæ* par la transformation des tentacules capités en tentacules filiformes et leur concentration en deux verticilles, je crois cependant qu'on peut conserver aux *Clavidæ* leur place à la base du système des Hydroïdes. Les *Corynidæ* seraient alors des formes dérivées des *Clavidæ;* le fait que les tentacules des *Clava* sont légèrement renflés à leur extrémité peut être considéré comme un acheminement vers les tentacules capités des *Corynidæ* qui sont évidemment plus spécialisés que ceux des *Clavidæ*. Je crois aussi qu'on peut conserver la famille des *Pennariidæ* d'ALLMAN, qui comprendrait alors toutes les formes de passage des *Corynidæ* aux *Tubulariidæ*, c'est-à-dire les formes qui ont à la fois des tentacules capités et des tentacules filiformes.

Les *Bougainvilliidæ* dérivent également des *Clavidæ*, et ont donné le rameau des *Eudendriidæ*. C'est sans doute par les *Bougainvilliidæ* que s'effectue le passage vers les Calyptoblastiques. La famille des *Haleciidæ*, comme l'a établi SCHNEIDER, renferme les formes les plus primitives des *Calyptoblastiques ;* à cette famille se relient les trois autres familles, les *Campanulariidæ*, les *Sertulariidæ* et les *Plumulariidæ*. LEVINSEN a montré les affinités que présentent les *Haleciidæ* avec les *Plumulariidæ* et les *Campanulariidæ ;* il est, je crois, inutile d'y revenir. Quant aux *Sertulariidæ*, SCHNEIDER ['97] et BONNEVIE ['99] les font dériver des *Cam-*

panulariidæ; les formes intermédiaires entre ces deux groupes, comme le fait remarquer HARTLAUB [:**00**], appartiennent aux deux genres *Thyroscyphus* et *Lyptoscyphus*, le premier créé par ALLMAN ['**77**], le second par PICTET ['**93**]. Dans ces deux genres les hydrothèques ont un court pédoncule et ressemblent à celles des *Sertularella;* la ressemblance est surtout manifeste pour le genre *Thyroscyphus* dont les hydrothèques sont fermées par un opercule analogue à celui des *Sertularella.*

D'après ce que je viens de dire, on peut donc résumer la phylogénie des Hydroïdes, de la façon suivante :



Je ne suivrai pas SCHNEIDER et BONNEVIE dans la réduction du nombre des genres et je conserverai, à l'exemple de NUTTING [:**01**], les anciennes divisions génériques basées sur la présence ou l'absence de méduses. Il me semble naturel de séparer, par exemple, le genre *Syncoryne* qui possède des méduses, du genre *Coryne* qui n'en possède pas, de même le genre *Obelia* du genre *Campanularia*, etc. BONNEVIE, qui s'élève contre cette séparation et range dans

le genre unique *Campanularia*, les *Campanularia*, *Obelia*, *Clytia*, et *Gonothyræa*, est en contradiction avec elle-même, lorsqu'elle distingue dans la famille des *Tubulariidæ*, les genres *Heterostephanus*, *Lampra*, *Gymnogonos*, *Corymorpha*, *Tubularia* suivant qu'ils possèdent des gamomérides, des gamozoïdes ou des formes intermédiaires.

Liste des Hydroïdes de la baie de la Hougue.

Gymnoblastiques.

Fam. Clavidæ.

Clava squamata O. F. Müll.
— *multicornis* Forsk.

Fam. Bougainvilliidæ.

Bougainvillia ramosa Bened.
— *muscus* Allm.
Perigonimus repens Wright
— *vestitus* Allm.
Hydractinia echinata Flem.

Fam. Eudendriidæ.

Eudendrium ramosum L.
— *rameum* Pall.
— *capillare* Ald.

Fam. Corynidæ.

Coryne vaginata Hcks.
— *fruticosa* Hcks.
Coryne sp.
Coryne sp.
Clavatella prolifera Hcks.
Syncoryne eximia Allm.
— *pulchella* Allm.

Fam. Tubulariidæ.

Tubularia humilis Allm.
Ectopleura Dumortierii Bened.
Corymorpha nutans Sars

Calyptoblastiques.

Fam. Haleciidæ.

Halecium halecinum L.
— *Beani* Johnst.
— *sessile* Norm.

Fam. Campanulariidæ.

Lafoëa abietina Sars
— *serpens* Hassall
— *pygmæa* Ald.
Cuspidella costata Hcks.
Calycella syringa L.
Leptoscyphus tenuis Allm.
Clytia Johnstoni Ald.
Obelia geniculata L.
— *longissima* Pall.
— *dichotoma* L.
— *bifurca* Hcks.
Gonothyræa gracilis Sars
— *Loveni* Allm.
Campanularia verticillata L.
— *flexuosa* Hcks.
— *angulata* Hcks.
— *raridentata* Ald.

Fam. Sertulariidæ.

Sertularella polyzonias L.
Diphasia rosacea L.
Sertularia pumila L.
— *operculata* L.
Thujaria filicula Ell. Sol.
— *abietina* L.
— *cupressina* L.
— *argentea* Ell. Sol.
Hydrallmania falcata L.

Fam. Plumulariidæ.

Plumularia halecioïdes Ald.
— *echinulata* Lamk.
— *pinnata* L.
— *setacea* Ellis
Antennularia antennina L.
— *ramosa* Lamk.
Aglaophenia pluma L.

I. — GYMNOBLASTIQUES.

Non ramifiés ou ramifiés en grappe; hydranthes nus, dépourvus de véritables hydrothèques; périsarque limité à l'hydrocaule; pas de gonothèques; des gamozoïdes (méduses) du groupe des Anthoméduses avec ocelles et produits génitaux dans les parois du manubrium.

Fam. **Clavidæ**.

Gastromérides claviformes ou fusiformes; tentacules filiformes disséminés; hypostome conique.

Dans cette famille que je conserve à la base du système, SCHNEIDER [**'97**] fait entrer tous les genres que je range dans les *Bougainvilliidæ*, à l'exemple de BONNEVIE [**'99**].

Elle comprend la famille des *Clavidæ* et des *Turridæ* d'ALLMAN [**'72**].

Clava squamata O. F. Müller.

Cette espèce est abondante sur les *Ascophyllum nodosum* des îles Saint-Marcouf, situées à 14 kilomètres au sud de Tatihou, où elle se rencontre en compagnie du *Coryne fruticosa* Hcks. et du *Campanularia flexuosa* Hcks. J'ai tenté, mais vainement, l'acclimatation de cette espèce à Tatihou. Dans ce but, j'attachais aux rochers de la zone élevée des marées des touffes d'*Ascophyllum* couverts de colonies de *Clava squamata ;* ces colonies continuaient à vivre et à se développer; mais l'année suivante il n'y avait pas trace de *Clava* sur les *Ascophyllum*. Cet insuccès doit sans doute être attribué à ce que ces Algues n'acquièrent pas un grand développement, étant coupées annuellement; elles forment alors un revêtement insuffisant pour protéger les *Clava* contre la dessiccation pendant les grandes chaleurs où elles restent très longtemps émergées, puisqu'elles croissent dans

les régions les plus élevées du balancement des marées. A Sainf-Marcouf, les *Ascophyllum* n'étant jamais coupés recouvrent les rochers d'une couche épaisse dans laquelle se conserve l'humidité, favorable au bon état des *Clava*.

Cette espèce se conserve très facilement en aquarium, pourvu qu'on la détache avec soin de l'Algue qui par sa décomposition corromprait l'eau ; on peut aussi se rapprocher autant que possible des conditions naturelles en vidant périodiquement le vase qui contient les *Clava*, et en les laissant à sec pendant un temps équivalent à la durée de la marée.

Les gastromérides appartenant à une même colonie sont le plus souvent tous mâles ou tous femelles ; cependant on rencontre des colonies renfermant des gastromérides des deux sexes. Cette particularité est peut-être due à l'englobement par une grande colonie d'une petite colonie de sexe différent développée dans le voisinage, car on ne trouve jamais qu'un très petit nombre de gastromérides qui soient d'un sexe opposé à la majorité des gastromérides présents. On trouve parfois des gastromérides à deux hydranthes, ce qui se rencontre aussi chez l'*Hydractinia echinata* Flem. comme l'a remarqué VAN BENEDEN [**'67**].

Le développement des gamomérides sur les gastromérides est en général très lent. J'ai vu des gastromérides avec des ébauches de gamomérides qui n'arrivaient à maturité complète qu'un mois plus tard.

Au moment de la maturité sexuelle, les tentacules, jusqu'alors bien épanouis et légèrement renflés à leur extrémité (fig. 43), se rétractent et ne forment plus que de courts mamelons à la surface de l'hydranthe (fig. 44 et 45). Ils semblent parfois se désagréger. Un peu plus tard ces mamelons ont disparu complètement et le bouquet de gamomérides est surmonté d'une partie unie conique ou cylindrique (fig. 46, A) qui ne tarde pas à être résorbée ; le gastroméride est alors réduit à l'hydranthophore supportant les gamomérides mûrs (fig. 47), dont le nombre diminue au

fur et à mesure qu'ils évacuent les spermatozoïdes ou les planules. Finalement le gastroméride ne forme plus qu'une

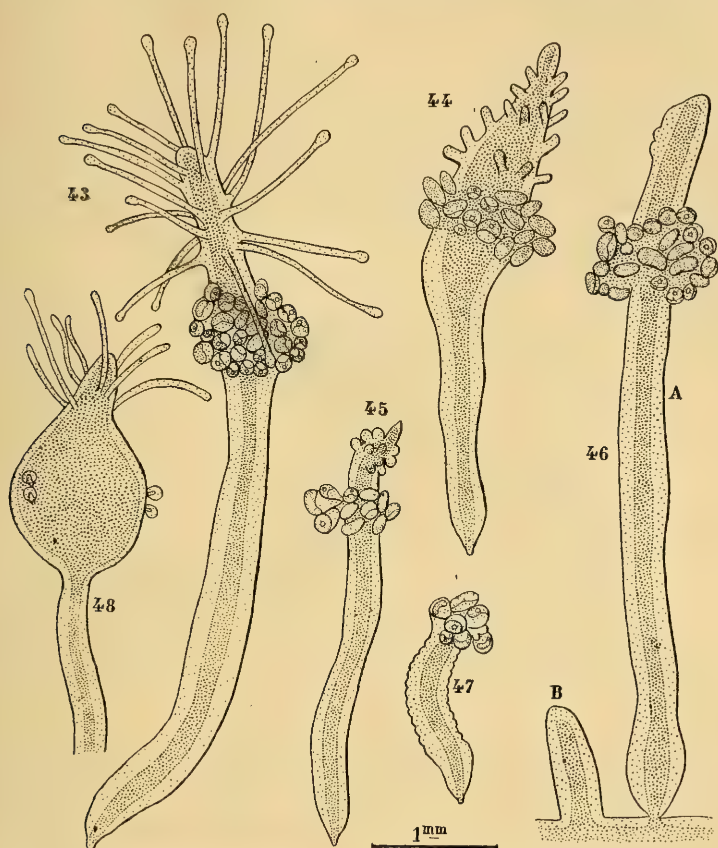


Fig. 43, 44, 45, 46, 47 et 48.

Fig. 43. — *Clava squamata* O. F. Müll. — Gastroméride mûr épanoui. — Fig. 44, 45. Gastroméride avec tentacules en voie de résorption. — Fig. 46, A. Id. avec hydranthe réduit à l'hypostome. — Fig. 47. Id. réduit à l'hydranthophore supportant un bouquet de gamomérides. — Fig. 48. Id. renflé en outre.

tige courte sans tentacule ni gamomérides (fig. 46, B) ; peu à peu, elle diminue de taille et disparaît. Ces phénomènes de dégénérescence sont analogues, comme le fait remarquer Hartlaub, dans l'analyse d'une de mes notes (1), à ceux

(1) *Biolog. Centralbl.*, IX Jahrg., 1902, p. 688.

décrits par L. Agassiz ['**62**] chez le *Syncoryne mirabilis* Ag. Cet auteur observa, en effet, qu'à la fin de la saison les gastromérides de cette espèce ne portent plus qu'une seule méduse ; dans quelques individus les hydranthes présentent un développement normal, tandis que dans d'autres les tentacules ont diminué de taille et ne forment plus que des papilles proéminentes qui disparaissent bientôt ; finalement il n'y a plus trace d'hydranthe et la tige est terminée par



Fig. 49. — *Clava squamata* O. F. Müll. — Portion de colonie ayant formé de nombreux stolons sur lesquels se dressent de jeunes gastromérides (× 6 environ).

un bourgeon médusoïde dont la bouche est tournée vers le haut. Ces phénomènes de dégénérescence sont aussi à rapprocher de ceux décrits par Gast et Godlewski [: **03**] chez le *Pennaria Cavolinii* Ehrbg.

Les colonies détachées de l'*Ascophyllum* et placées dans des verres de montre ou dans de petits vases plats ne tardent pas à développer des stolons filiformes sur lesquels s'élèvent de petits gastromérides isolés (fig. 49). Ils affectent ainsi la disposition caractéristique d'une autre espèce, *C. multicornis* Forsk. Aussi peut-on se demander si ces deux espèces doivent bien être séparées : chez l'une les gastromérides sont groupés en bouquets, chez la seconde ils sont isolés et c'est là la seule différence qui tient peut-être à leur habitat différent. La première, ainsi que le fait remar-

quer ALLMAN ['**72**], se développe surtout sur les Algues (*Fucus*, *Ascophyllum*), tandis que la seconde se fixe beaucoup plus fréquemment sur les pierres et vit à un niveau bathymétrique moins élevé.

J'ai fréquemment vu les *Clava* saisir avec leurs tentacules des Infusoires, de petits Copépodes ou des Nématodes et arriver à les ingérer; mais cependant ces proies n'étaient pas immédiatement paralysées par la décharge des nématocystes et fréquemment on les voyait faire des efforts et finalement s'échapper. Parfois aussi les *Clava* ouvraient largement la bouche et l'appliquaient comme une ventouse contre le fond du vase sur lequel ils étaient fixés : c'est ce que j'ai tenté de représenter dans la figure 35 (p. 120) ; de cette façon ils pouvaient se nourrir des nombreux Infusoires et Amibes qui se déplaçaient sur le verre.

J'ai observé également des *Clava* qui étaient renflés comme une outre à leur partie supérieure (fig. 48), probablement à la suite d'une nutrition abondante; le contenu était représenté par une quantité considérable de granulations.

Époque de reproduction. — J'ai toujours trouvé cette espèce avec des gamomérides, d'avril à septembre.

Lieu de récolte. — Iles Saint-Marcouf, sur les *Ascophyllum nodosum*.

D'après ALLMAN ['**72**], cette espèce se rencontre aussi sur les *Fucus*. BÉTENCOURT ['**99**] la signale également sur cette Algue, dans le Pas-de-Calais.

Clava multicornis Forskål.

C'est avec doute que je rapporte l'exemplaire unique que j'ai trouvé à l'espèce de Forskal; d'autant plus que le *C. multicornis* pourrait bien n'être qu'une simple variété du *C. squamata*, comme je l'ai fait remarquer plus haut.

Époque de reproduction. — Les gastromérides trouvés en juillet ne portaient aucun gamoméride.

Lieu de récolte. — Courants des anciens parcs, sur une Algue.

Fam. **Bougainvilliidæ.**

Hydranthes fusiformes; tentacules filiformes disposés en un seul cercle autour d'un hypostome conique.

J'adopte pour cette famille les délimitations indiquées par Bonnevie ['**99**]. De la sorte elle comprend les familles des *Bougainvilliidæ*, *Hydractiniidæ*, *Laridæ* (?), séparées par Allman ['**72**].

Bougainvillia ramosa van Beneden.

Les colonies présentent de nombreux *rameaux stoloniques.* (Voy. p. 27.)

Époque de reproduction. — J'ai obtenu en juillet des méduses d'une petite colonie.

Hartlaub ['**94**] trouva, à Helgoland, un exemplaire à l'état de reproduction au mois d'août.

Lieu de récolte. — Face inférieure des rochers de Montgroso découvrant à marée basse; sur les pierres qui peuvent découvrir aux grandes marées, dans les flaques situées au delà de l'Ilet (S.-E.); courants des parcs; anciens parcs; dragages.

Bétencourt ['**99**] cite cette espèce comme habitant au delà de la laisse de basse mer, dans le Pas-de-Calais.

Bougainvillia muscus Allman.

Cette espèce présente aussi des *rameaux stoloniques.*

Époque de reproduction. — Septembre.

Les exemplaires récoltés par HARTLAUB ['**97**] dans la mer du Nord en octobre portaient de nombreuses méduses.

Lieu de récolte. — Bouée de la Dent; dragage sur le *Thujaria cupressina* et l'*Hydrallmania falcata.*

BÉTENCOURT ['**99**] rapporte que cette espèce est fixée sur les Bryozoaires rejetés à la côte et sur le rostre des *Hyas.*

Perigonimus repens T. S. Wright.

Époque de reproduction. — Juin.

HARTLAUB ['**94**] a trouvé cette espèce à l'état de reproduction à la même époque, à Helgoland.

Lieu de récolte. — Le Cava; banc de sable au voisinage des anciens parcs, sur la coquille et l'opercule du *Nassa reticulata.*

HARTLAUB ['**94**] signale cette espèce sur des coquilles de *Mya arenaria* et *Nucula nucleus*, par des fonds de cinq à vingt-cinq brasses.

Perigonimus vestitus Allman.

Trouvé une seule fois sur une Algue, non en reproduction en septembre.

HARTLAUB ['**97**] rencontra en août, à Helgoland, cette espèce chargée de méduses.

Hydractinia echinata Fleming.

Espèce très abondante sur des coquilles diverses habitées par des Pagures.

HARTLAUB ['**94**] signale cette espèce sur les pierres et les coquilles de Moules. BUNTING ['**94**] l'a trouvée également sur des coquilles de Moules, mais aussi sur des carapaces de Limules.

Époque de reproduction. — J'ai toujours trouvé cette espèce avec des gonomérides, pendant mon séjour d'avril à août.

Lieu de récolte. — Banc de sable entre l'île de Tatihou et Saint-Vaast, banc de sable entre l'île et Réville.

Fam. **Eudendriidæ**.

Hydrocaule dressé, ramifié ; hydranthes avec un hypostome évasé, à la base duquel se détache un cercle de tentacules filiformes.

Schneider ['97] et Bonnevie ['99] ont conservé les limites de Hincks ['68] et d'Allman ['72] à cette famille, et je suis leur exemple.

Eudendrium ramosum Linné.

Époque de reproduction. — Juillet à octobre.

Hartlaub ['94] a rencontré, à Helgoland, cette espèce avec des gamomérides en août, septembre et aussi fin janvier.

Lieu de récolte. — Dragages, sur des coquilles ; dans un des courants des parcs sur un unique rocher.

Hartlaub a trouvé cette espèce sur une racine de Laminaire, ainsi que sur des coquilles d'Huîtres ou de Buccins, draguées par quinze et vingt-cinq brasses de profondeur. Bétencourt ['99] la cite comme une espèce d'eau profonde dans le Pas-de-Calais, et l'a trouvée fixée sur des tubes de *Chætopterus* et des coquilles de *Pecten maximus.*

Eudendrium rameum Pallas.

C'est sans doute cette espèce que Mme Motz-Kossowska [:03] considère comme une simple variété de la précédente, car elle indique qu'on trouve tous les intermédiaires entre cette forme fasciculée et la forme monosiphonée, considérée jusqu'à présent comme étant seule l'*Eudendrium ramosum.*

Époque de reproduction. — La colonie récoltée en mai ne montrait pas trace de gamomérides.

Hartlaub ['94] a trouvé cette espèce en reproduction au mois d'août, dans la mer du Nord.

Lieu de récolte. — Dragage, sur un tube d'Annélide.

Hartlaub la signale, à quinze et seize brasses, sur des coquilles de Buccins.

Eudendrium capillare Alder.

Époque de reproduction. — Commence en septembre pour les exemplaires trouvés à marée basse.

Lieu de récolte. — Espèce assez répandue : rochers de Saint-Siméon (La Hougue); rochers au delà de l'Ilet (S.-E.); courants des parcs; dragages, sur l'*Antennularia ramosa.*

Hartlaub ['94] la signale à Helgoland par vingt-quatre brasses de profondeur. Bétencourt ['99] la cite comme commune à marée basse, dans le Pas-de-Calais.

Fam. **Corynidæ.**

Hydranthes fusiformes, claviformes ou cylindriques; tentacules capités disséminés ou disposés régulièrement.

Les limites que je donne à cette famille diffèrent de celles données par Schneider et Bonnevie qui y font entrer une partie des *Pennariidæ*. Elle comprend les familles des *Corynidæ, Syncorynidæ, Cladocorynidæ,* établies par Allman ['72].

Coryne vaginata Hincks.

Cette belle espèce se trouve, ainsi que l'indique Hincks ['68], dans les mares de marée, fixée sur des Algues et en particulier sur les *Cystosira.* Cette espèce est rarement en bon état en juillet; cependant j'en ai conservé une colonie par-

faitement vivante pendant près d'une année, dans un flacon à renouvellement d'air.

Époque de reproduction. — Gamomérides bien développés en mai et juin.

Lieu de récolte. — Parc du laboratoire, anciens parcs, flaques sur le bord nord de la mare d'Ovit.

Coryne fruticosa Hincks.

Allman ['**72**] est tenté de regarder cette espèce comme une simple variété du *Coryne pusilla* Gärtner. J'attribue cependant la forme que j'ai trouvée à l'espèce de Hincks ['**68**] parce qu'elle réunit tous les caractères donnés par cet auteur : ramification en buisson épais et touffu, irrégularité et faible accentuation des renflements annelés de l'hydrocaule, faible coloration du périsarque, nombre des tentacules (une vingtaine au lieu d'une trentaine et plus) chez le *Coryne pusilla*.

Époque de reproduction. — J'ai trouvé cette espèce avec des gamomérides bien développés en avril, mai et juin ; en juillet les colonies deviennent très rares, cependant, on peut encore en trouver jusqu'à la fin d'août.

Bétencourt ['**99**] indique que cette espèce est en reproduction en septembre et octobre, dans le Pas-de-Calais.

Lieu de récolte. — Iles Saint-Marcouf, sur les *Ascophyllum nodosum*.

D'après Bétencourt, cette espèce est commune dans les anfractuosités des rochers.

Coryne sp.

Cette espèce, que je n'ai pu déterminer à cause de l'absence des corps reproducteurs, m'a été envoyée au mois de mars par M. Malard; elle a une taille de 1 centimètre et demi

environ et les hydranthes portent dix à quinze tentacules. L'hydrocaule n'est pas annelé, il est seulement légèrement ondulé. Il existe de nombreux *rameaux stoloniques* (fig. 9, p. 24).

Coryne sp.

Espèce très petite, non ramifiée, n'atteignant pas plus de 1 millimètre de longueur ; hydranthe à six tentacules.

Époque de reproduction. — L'espèce en question fut trouvée en juillet et ne portait aucun corps reproducteur.

Lieu de récolte. — Dragage, sur l'*Hydrallmania falcata.*

Syncoryne eximia Allman.

Époque de reproduction. — La colonie que j'ai examinée m'a été donnée par M. Malard et avait été récoltée en novembre; elle présentait des méduses bien développées.

Hartlaub [**'94**] a trouvé cette espèce avec des méduses, en juillet, à Helgoland, et Bétencourt [**'99**], en octobre, dans le Pas-de-Calais.

Lieu de récolte. — Bouée de la Dent, sur une coquille de *Mytilus edulis.*

Syncoryne pulchella Allman.

Une colonie unique, non en reproduction, trouvée sur l'*Ascophyllum nodosum* (jetée du port de Tatihou).

Cette espèce est citée comme rare par Bétencourt [**'99**] dans les dragages à faible profondeur.

Clavatella prolifera Hincks.

Je note cette espèce parmi les Hydroïdes de Saint-Vaast, bien que ne l'ayant pas trouvée ; mais Claparède [**'63**] a signalé sa méduse (*Eleutheria*) comme très commune en ces lieux.

Fam. **Tubulariidæ.**

Hydranthes avec deux verticilles de tentacules filiformes, un oral et un proximal ; gamozoïdes insérés au-dessus du cercle proximal.

Cette famille ainsi délimitée comprend les *Tubulariidæ, Hybocodonidæ, Corymorphidæ, Monocaulidæ*, séparés par Allman ['**72**].

Tubularia humilis Allman.

Le nombre des tentacules, tant dans le verticille proximal que dans le cercle distal, est sujet à variations. Le plus souvent il y a dix-huit à vingt tentacules proximaux ; mais on peut trouver des hydranthes qui n'en ont que treize ou quatorze ; tandis que d'autres en possèdent jusqu'à vingt-quatre. Dans le verticille oral on compte de quatorze à seize tentacules, mais le nombre peut être réduit à dix et s'élever à vingt. Le nombre des bouquets de gamozoïdes est également variable : j'en ai trouvé de cinq à huit supportant jusqu'à six gamozoïdes.

Époque de reproduction. — Septembre.

Lieu de récolte. — Bouée de la Dent.

Ectopleura Dumortieri van Beneden.

Époque de reproduction. — Septembre.

Lieu de récolte. — Un exemplaire unique trouvé dans les courants des anciens parcs.

Corymorpha nutans Sars.

Je signale cette espèce comme appartenant à la faune de Saint-Vaast bien que ne l'ayant pas trouvée, mais j'ai pêché une fois sa méduse (*Steenstrupia* Forbes) dans le port de Tatihou.

II. — CALYPTOBLASTIQUES.

Non ramifiés ou ramifiés en cyme; hydranthes entourés par une expansion du périsarque (hydrothèque), plus ou moins développée; tentacules des hydranthes filiformes toujours en un seul cercle; toujours des gonomérides entourés par une enveloppe de périsarque (gonothèque); méduses du groupe des Leptoméduses, avec des otocystes, rarement des ocelles; gamomérides le long des canaux radiaires.

Fam. **Haleciidæ.**

Hydranthes fusiformes, hydrothèques petites, peu profondes, cupuliformes, ne pouvant loger l'hydranthe, bisériées.

Halecium sessile Norman.

L'hydrocaule de la forme que j'ai trouvée correspond à la description donnée par Hincks ['**68**]. Il est mince, irrégulièrement ramifié; les branches sont articulées et l'on peut ajouter que chaque article supporte une hydrothèque. Ces hydrothèques sont alternes, très courtes et parfaitement sessiles; ce sont de simples ouvertures latérales de la tige, légèrement en saillie (Pl. VI, fig. 1, *h.t.*). On observe mais rarement sur le pédoncule de certains hydranthes des collerettes successives, plus éloignées que celles figurées par Hincks. Comme Dalyell ['**47**] l'a reconnu le premier, chez l'*H. halecinum*, cette particularité est due à ce qu'après la mort du premier hydranthe il s'en forme un autre au même point et ainsi de suite. Chacune des hydrothèques successives est pédonculée et j'en ai trouvé jusqu'à quatre emboîtées les unes dans les autres ($h.t_1$, $h.t_2$. $h.t_3$, $h.t_4$); parfois il existe à la base un petit article. On peut donner à ces hydrothèques les qualificatifs de primaire, secondaire, tertiaire, etc... Hincks ['**68**] a donné la même explication; Weissmann ['**83**] combat cette opinion, car jamais, dit-il, le bourgeonnement d'un hydranthe ne fut observé à la place d'un hydranthe mort,

et il admet qu'il ne s'agit là que d'un phénomène de croissance. Cependant il s'agit bien de phénomènes de rédintégration, comme l'a montré Levinsen [**'92**], qui les a étudiées chez différentes espèces, et comme je l'ai moi-même observé. On peut voir, en effet (Pl. VI, fig. 2, $b. g_2$), un bourgeon né au fond de la première hydrothèque qui développera plus tard un deuxième hydranthe à son extrémité.

Schneider [**'97**] compare cette formation successive d'hydrothèques au même point, au mode de ramification des Gymnoblastiques; il s'appuie sur ce fait pour rapprocher les *Haleciidæ* des Hydroïdes gymnoblastiques. Sans nier cette parenté, je crois que ces phénomènes de rédintégrations successives n'ont rien à faire avec la ramification particulière des Gymnoblastiques. Cette régénération peut être le point de départ d'une branche et si la branche est âgée on ne voit plus trace de l'hydrothèque, au fond de laquelle elle s'insérait. Au lieu d'une branche il peut naître un rameau stolonique. Outre la ramification qui résulte d'une régénération, il en existe une autre que l'on peut qualifier de normale. Les rameaux (*r.*) se détachent alors au niveau d'une hydrothèque et sur le côté, comme le représente la figure 1 (Pl. VI).

Les tiges ou les rameaux peuvent se terminer soit par un hydranthe (Pl. VI, fig. 3), soit par une partie renflée qui donnera un hydranthe (Pl. VI, fig. 4) ; au-dessous on aperçoit souvent un petit bourgeon qui se développera ultérieurement en un hydranthe (Pl. VI, fig. 5).

La forme des hydranthes tels que je les ai observés s'écarte du dessin reproduit par Hincks [**'68**], car au lieu de s'élargir graduellement jusqu'au sommet « *where they suddenly swell into a wide campanulate mouh* », ils présentent une partie renflée limitée par deux constrictions; cependant le renflement s'efface lorsque l'hydranthe est complètement étendu. Les figures 2, 3, 4, 5 (Pl. VI) montrent les différents aspects présentés par les hydrantes. Les tentacules sont au nombre de vingt-deux ; ceux-ci, au lieu d'être très minces, comme le représente Hincks, ont une largeur comparable à

celle des tentacules des autres espèces d'*Halecium*. L'hydranthe se termine par un hypostome arrondi et renflé. Il s'attache à une saillie interne de l'hydrothèque par une base légèrement renflée qu'une forte mais courte constriction sépare du cœnosarque général. La saillie interne de l'hydrothèque se traduit au dehors par une ligne très nette, au-dessus de laquelle on remarque un anneau de ponctuations, représentant des épaississements chitineux destinés à fixer l'hydranthe.

Les gonothèques mâles répondent à la description qu'en a donnée Sars [**'73**]; elles sont allongées, presque cylindriques et arrondies au sommet; elles sont portées par un pédoncule annelé très court (Pl. VI, fig. 8). Les cellules mères des spermatozoïdes sont situées d'un seul côté. Le spadice vu en coupe optique longitudinale forme du côté de la masse spermatique une légère concavité. La figure 7 (Pl. VI) représente le stade jeune d'un gonoclade mâle.

Les gonoclades femelles de cette espèce n'avaient pas été observés jusqu'alors. J'ai été assez heureux pour trouver des hydrodèmes femelles; j'ai pu alors étudier les gonoclades femelles et en suivre le développement. La gonothèque est réniforme, assez courte; elle présente une ouverture dans la concavité. Par cet orifice sortent deux gastromérides (Pl. VI, fig. 12). Le gonoclade ressemble donc à celui de l'*Halecium Beanii*, mais la gonothèque est moins allongée et plus renflée à son extrémité distale; de plus, son ouverture est dirigée latéralement au lieu d'être tournée vers le haut. Le gonoclade jeune est conique; vu en coupe optique, il est triangulaire (Pl. VI, fig. 9). A un stade plus avancé, on voit apparaître à un des angles un petit bourgeon, tandis que les contours de l'autre angle s'arrondissent (Pl. VI, fig. 10). Déjà à ce stade on voit à l'intérieur quatre à cinq cellules-œufs. La figure 11 (Pl. VI) montre un stade un peu plus avancé. Le gonoclade complètement développé renferme cinq à sept cellules-œufs (Pl. VI, fig. 12, 13). Ces œufs se transforment en planules et les gastromérides disparaissent pendant ce développement (Pl. VI, fig. 14). Les planules

sortent probablement par l'ouverture que produit cette disparition.

Les gonothèques tant mâles que femelles sont insérées immédiatement au-dessous des hydrothèques primaires, secondaires ou tertiaires.

La taille de cette espèce est d'environ 2 centimètres.

On trouve une variété d'*Halecium sessile* qui vit fixée sur les *Cystosira*; cette variété est moins grande ; sa taille ne dépasse pas 3 millimètres ; mais le diamètre de l'hydrocaule est plus grand et de plus le périsarque est irrégulièrement annelé. Le cœnosarque et les gastromérides sont fortement colorés par une substance brunâtre ; cette coloration est peut-être une adaptation mimétique en harmonie avec la coloration des Algues qui servent de support à cette espèce. Il y a là un phénomène analogue à celui signalé par du Plessis [**'80**] chez le *Cladocoryne floccosa* Rotch. On trouve aussi cette variété trapue sur les tubes de Sabelles. On a vu (p. 52) que cette variété forme des propagules complexes.

Époque de reproduction. — Juin et juillet.

Lieu de récolte. — Rochers de Saint-Siméon ; rochers bordant au sud la mare d'Ovit, courants des parcs. Variété naine, dans les courants des anciens parcs.

Halecium halecinum Linné.

L'hydrocaule de cette espèce, comme le font remarquer les différents auteurs, est formée de tubes accolés les uns aux autres ; mais on n'est pas allé plus loin dans l'étude de la disposition de ces tubes. Après avoir fait bouillir l'hydrodème dans une solution de potasse ou de soude, comme l'indique Nutting [**:00**], et après avoir coloré à la cochenille à l'alun, j'ai pu suivre la distribution de ces tubes et leur ramification. On peut distinguer deux sortes de tubes : un *tube principal* qui est articulé et dont chaque article porte des hydrothèques et des *tubes secondaires* qui lui forment un revêtement, sauf

à l'extrémité des branches. Au niveau de chaque branche le tube principal de la tige donne une ramification qui forme le tube principal de la branche, de telle sorte que tous les tubes porteurs d'hydrothèques proviennent de la ramification suivant le mode penné d'un seul et unique tube. Quant

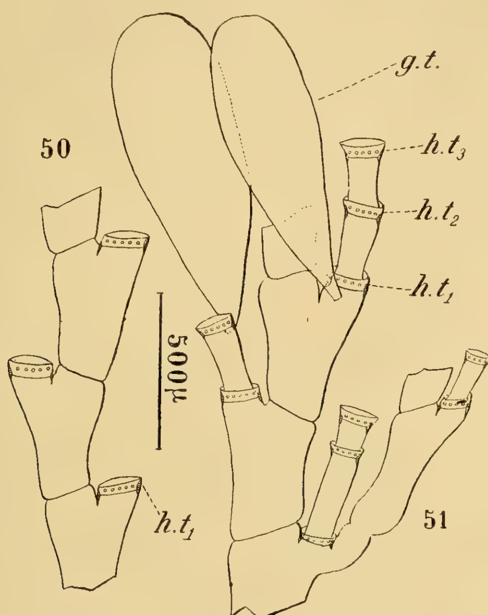


Fig. 50 et 51.

Fig. 50 et 51. — *Halecium halecinum* L. — Parties d'hydrocaule : *g.t.*, gonothèque ; $h.t_1$, $h.t_2$, $h.t_3$, hydrothèques primaire, secondaire, tertiaire. La figure 51 montre dans le bas un rameau latéral.

aux tubes secondaires, ils sont anastomosés et forment un enchevêtrement rétiforme autour du tube principal qui s'en trouve entièrement masqué. Ils se ramifient et leurs ramifications servent à épaissir les maîtresses branches à leur base.

La figure donnée par HINCKS ['68] est inexacte et doit être rectifiée. Dans les colonies jeunes, à l'extrémité de la tige et des branches, les hydrothèques sont comparables à celles de l'*Halecium sessile* ; elles sont de même tout à fait sessiles (fig. 50, $h.t_1$). Dans les hydrodèmes âgés le premier hydranthe

est mort et au fond de l'hydrothèque primaire s'est développé un bourgeon qui a donné une hydrothèque secondaire (fig. 51, *h.t*$_2$), mais la partie cylindrique ne doit pas être considérée comme faisant partie de l'hydrothèque ; c'est uniquement l'hydranthophore qui s'insère dans le fond de l'hydrothèque primaire. L'hydrothèque secondaire (*h.t*$_2$) n'est que la portion élargie de ce pédoncule. Lorsque le deuxième hydranthe meurt à son tour, il se forme une nouvelle hydrothèque (*h.t*$_3$) supportée également par un pédoncule cylindrique. Il n'y a donc pour ainsi dire pas d'apophyse et ce qui a été considéré comme tel n'est autre que l'hydrothèque primaire, laquelle est plus ou moins visible. D'ailleurs DALYELL ['**47**] a reconnu qu'au début l'hydranthe était placé contre le rameau et il en donne une figure assez nette. Ainsi donc l'*Halecium halecinum* est comparable à l'*H. sessile* mais ne s'en distingue que par la présence plus fréquente d'hydrothèques pédonculées secondaires, voire même tertiaires.

Les rameaux prennent toujours naissance sur la tige au-dessous d'une hydrothèque primaire, dorsalement ou bien encore latéralement (fig. 51). Je n'en ai pas vu se former sur les pédoncules des hydrothèques secondaires ou d'un ordre plus élevé. Quelquefois mais rarement, dans le fond d'une hydrothèque primaire prend naissance un tube secondaire, véritable rameau stolonique de régénération.

Les gonothèques s'insèrent toujours immédiatement au-dessous des hydrothèques de divers ordres (fig. 51, *g.t.*).

Époque de reproduction. — Mai et juin.

BÉTENCOURT ['**88**] a trouvé cette espèce à l'état de reproduction en janvier et février, dans le Pas-de-Calais ; elle disparaît en mars. HARTLAUB ['**94**] a obtenu à Helgoland un exemplaire en reproduction en octobre.

Lieu de récolte. — Dragages, sur les pierres et des coquilles diverses.

D'après BÉTENCOURT ['**88**], cette espèce, qui est signalée par

HARTLAUB ['94] dans des fonds de 8 à 50 brasses, se rencontre très fréquemment dans le Boulonnais, entre les limites de la zone des marées.

Halecium Beanii Johnston.

Les hydrothèques primaires, ainsi que l'indique LEVINSEN ['93], sont sessiles et non séparées de la tige ou du rameau, ce qui est absolument comparable à ce qui existe chez l'*H. halecinum*. De même que chez cette espèce, il peut se développer des hydrothèques pédonculées secondaires, tertiaires, etc...

Époque de reproduction. — Juin.

Lieu de récolte. — Dragages.

BÉTENCOURT ['88] l'a trouvé en même temps et dans les mêmes conditions que l'*H. halecinum*.

Fam. **Campanulariidæ**.

Hydranthes pouvant se rétracter complètement dans des hydrothèques campanulées ou tubulaires avec ou sans opercule.

LEVINSEN ['93] a distingué deux familles, l'une celle des *Campanulariidæ*, renfermant toutes les formes dont les hydrothèques sont dépourvues d'opercule, l'autre celle des *Campanulinidæ* comprenant les espèces à hydrothèques operculées. Dans cette dernière famille il établit sept genres uniquement basés sur la forme de l'opercule qu'il étudia soigneusement, mais ces caractères ne peuvent guère être invoqués que comme caractères spécifiques. SCHNEIDER ['97] montra qu'il existe des transitions ménagées entre les espèces avec opercule et celles sans opercule ; aussi n'y a-t-il pas de raison de faire deux familles distinctes.

BONNEVIE ['99] montra également qu'il existe des formes intermédiaires entre les espèces du genre *Lafoëa* et celles du genre *Campanularia*, tant sous le rapport de la forme des

hydrothèques (*L. symmetrica*, *L. pinnata*, *L. gigantea*, espèces créées par cet auteur) que sous le rapport de la structure du gonoclade (*L. pinnata*).

Je fais entrer dans la famille des *Campanulariidæ*, en suivant l'exemple de Schneider et de Bonnevie, les quatre familles de Hincks ['**68**] : *Campanulariidæ*, *Campanulinidæ*, *Leptoscyphidæ*, *Lafoëidæ* ou les deux familles d'Allman ['**88**] : *Campanulariidæ*, *Perisiphonidæ*. Je conserverai pour la plupart, ainsi que je l'ai déjà dit, les anciens noms de genres avec le sens qu'ils ont dans le travail de Hincks. Cependant, à l'exemple de Bonnevie, je comprends dans le genre *Lafoëa*, les genres *Salacia* et *Filellum*, qui figurent dans la nomenclature donnée par Hincks.

Lafoëa abietina Sars.

Je crois devoir attribuer la forme que j'ai rencontrée à l'espèce de Sars, bien que les hydrothèques ne soient pas supportées par une tige dressée, mais par un stolon rampant sur l'hydrocaule du *Thujaria abietina*. Ce qui milite en faveur de cette attribution, c'est que les hydrothèques présentent la courbure caractéristique de cette espèce. Je m'appuie aussi sur ce fait que chez le *Lafoëa dumosa* Flem. les hydrothèques peuvent se détacher d'une hydrorhize rampante, ou bien d'une sorte de tige. Schneider ['**97**] ne considère pas cette tige comme une véritable hydrocaule, mais comme formée par des stolons dressés et il l'appelle « *Rhizocaulom* » qu'on peut traduire par *Rhizocaule*. Il n'est donc pas surprenant de trouver ces deux formes chez le *L. abietina*. On pourrait penser, étant donné son habitat, qu'il s'agit du *L. serpens* Hassal, mais l'ouverture de l'hydrothèque n'est pas élargie comme chez cette espèce.

Époque de reproduction. — Forme *Coppinia* en août.

Lieu de récolte. — Dragages, sur le *Thujaria abietina*.

Lafoëa serpens Hassall.

J'attribue à cette espèce une forme que j'ai rencontrée sur le *Bougainvillia muscus* et l'*Halecium sessile* et dont l'hydrothèque est évasée, ce qui concorde avec la description donnée par Hincks ['**68**]. L'hydrothèque a une taille plus petite que dans l'espèce précédente ; elle n'atteint, en effet, que 175 μ contre 350 μ.

Époque de reproduction. — Je n'ai pas observé la forme *Coppinia.*

Lieu de récolte. — Bouée de la Dent, sur l'*Halecium sessile* et le *Bougainvillia muscus.*

Lafoëa pygmæa Alder.

Thornely ['**94**] a trouvé un opercule chez cette espèce et l'attribue au genre *Calycella.* Dans les formes que j'ai étudiées il n'y avait pas d'opercule, aussi je les range dans le genre *Lafoëa.*

Époque de reproduction. — ?

Lieu de récolte. — Dragages, sur l'*Hydrallmania falcata.*

Cuspidella costata Hincks.

Certaines hydrothèques présentent une courbure à la base comme chez le *Lafoëa serpens* . On y voit très nettement les lignes d'accroissement.

Époque de reproduction. — ?

Lieu de récolte. — Dragages, sur le *Thujaria abietina.*

Calycella syringa Linné.

Époque de reproduction. — ?

Dans le Pas-de-Calais, Bétencourt ['99] a observé la reproduction de cette espèce en janvier, février et mars.

Lieu de récolte. — Dragages ; espèce commune sur le *Thujaria cupressina*, l'*Hydrallmania falcata*, le *Diphasia rosacea*, l'*Obelia longissima*. Je l'ai aussi rencontrée à marée basse sur le *Thujaria argentea*.

Leptoscyphus tenuis Allman.

Espèce scissipare et stolonipare (Voy. p. 29 et 47).

Époque de reproduction. — Mai.

Lieu de récolte. — Voûte des rochers de Montgroso et des rochers en bordure sud de la mare d'Ovit ; dragages sur l'*Hydrallmania falcata*.

Clytia Johnstoni Alder.

Epoque de reproduction. — Avril à août.

Bétencourt ['99] indique que cette espèce est en reproduction toute l'année, dans le Pas-de-Calais ; il en est peut-être de même à Saint-Vaast, car je l'ai trouvée émettant des méduses pendant toute la durée de mon séjour.

Lieu de récolte. — Espèce des plus répandues depuis le niveau des marées jusque dans les eaux profondes. On la trouve fixée soit sur différentes Algues, et en particulier sur le *Cystosira granulata*, soit sur les Zostères, soit sur d'autres Hydroïdes (*Hydrallmania falcata*, *Thujaria cupressina*, *Obelia longissima*). Je l'ai rencontrée une fois sur une ponte de *Loligo*.

Obelia geniculata Linné.

On rencontre à Tatihou les deux variétés, simple et ramifiées, signalées par Bétencourt ['88], par Thornely ['94] et Hartlaub ['97]. Ces deux variétés forment des propagules

allongées dont j'ai étudié le développement (p. 47). Ces propagules sont moins abondantes dans la variété simple.

Cette espèce est caractérisée par l'épaississement notable présenté par le périsarque de l'hydrocaule, immédiatement au-dessous de l'insertion de l'hydranthophore ; mais on doit dire que cet épaississement va en diminuant d'importance lorsqu'on se rapproche du sommet, et même dans les ramifications ultimes on n'en voit plus trace. Bétencourt ['88] a d'ailleurs signalé ce détail.

Les bords de l'hydrothèque sont légèrement recourbés en dedans.

Le nombre des tentacules de la méduse au moment de sa sortie de la gonothèque est en général de 24. On peut représenter ce nombre par la formule :

$$4\,r + (4 \times 5)\,ir = 24.$$

r représentant les tentacules radiaux, ir les tentacules interradiaux. Mais ce nombre est sujet à des variations plus ou moins étendues, réprésentées par les formules suivantes :

$$4\,r + (6 + 3 \times 5)\,ir = 25$$
$$4\,r + (6 + 5 + 2 \times 4)\,ir = 23$$
$$4\,r + (4 + 3 \times 5)\,ir = 23$$
$$4\,r + (3 + 3 \times 5)\,ir = 22$$

Dans ces différents exemples la méduse présente 4 canaux radiaux ; une fois j'en ai observé 5, ce qui entraînait une disposition tout à fait irrégulière des tentacules, indiquée par la formule suivante :

$$5\,r + (5 + 4 + 6 + 2 \times 2) = 24$$

Il est intéressant de signaler qu'au moment où cette espèce se fait plus rare et va disparaître, c'est-à-dire au commencement de juillet, les variations dans le nombre des tentacules sont plus étendues. Ainsi sur 38 méduses observées il y en avait 1 à 18 tentacules, 1 à 19, 7 à 20, 6 à 21, 8 à 22, 9 à 23, et 6 à 24. Je n'ai pas noté la formule tentaculaire de ces méduses.

Époque de reproduction. — Du milieu de mai au milieu de juillet.

La période de reproduction se poursuit en septembre et octobre, dans le Pas-de-Calais, d'après Bétencourt ['**99**], et en août, dans la mer du Nord, à 15-16 brasses de profondeur, d'après Hartlaub ['**94**].

Lieu de récolte. — 1° La variété ramifiée est très répandue tout autour de l'île (courants des anciens parcs, prairies de Zostères, etc...), elle est fixée sur un grand nombre d'Algues, en particulier sur les *Cystosira, Enteromorpha* et *Fucus*, ainsi que sur des feuilles du *Zostera marina*.

Hartlaub ['**94**] signale cette variété comme fréquente à Helgoland sur les carapaces de Homard.

2° La variété simple est moins répandue. Je ne l'ai trouvée que dans un des courants des parcs sur une feuille de *Laminaria saccharina*.

Obelia longissima Pallas.

Cette espèce offre deux variétés : une très allongée qui correspond à la description qu'en donne Hincks ['**68**] et qu'on trouve fréquemment dans les dragages, et une d'une taille moindre rencontrée à la côte pendant les grandes marées. C'est cette dernière que j'ai déterminée par erreur *O. flabellata*, dans ma note sur la scissiparité [: **01** *b*]. Je m'étais appuyé sur l'affirmation de Bétencourt ['**88**] que la méduse possède 24 tentacules ou un nombre voisin, et aussi sur l'apparence d'une hydrothèque à bord plan. Après un examen plus approfondi et par l'emploi de l'hématoxyline Delafield, qui colore très bien le périsarque, je me suis aperçu que les bords de l'hydrothèque, au lieu d'être plans, sont en réalité sinueux comme dans la variété d'eau profonde, où les sinuosités peuvent se voir sans l'aide d'un colorant, grâce à l'épaisseur du bord. Dans la variété côtière, les sinuosités ne sont pas apparentes sans artifice, car le bord est très

mince, très transparent ; souvent, en raison de cette minceur, elles sont repliées et l'on a ainsi l'illusion d'un bord plan. Les saillies et les enfoncements du bord affectent la forme d'une sinusoïde (fig. 52).

La profondeur des hydrothèques est variable, comme on peut s'en assurer par l'examen de la fig. 52. SAEMUNDSSON [: **02**] a donné aussi quelques figures montrant les variations de formes de l'hydrothèque. Il considère comme synonyme l'*O. flabellata et* l'*O. longissima*. HARTLAUB, qui donne une analyse de sa note (1), n'est pas de cet avis et admet la synonymie entre l'*O. flabellata* et l'*O. dichotoma*.

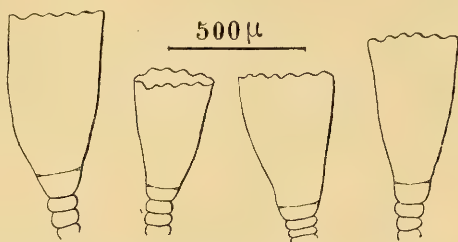


Fig. 52. — *Obelia longissima* Pall. — Différentes formes d'hydrothèques.

Les tentacules de la méduse sont au nombre de 24 en général et la formule est la suivante :

$$4\,r + (4 \times 5)\,ir = 24.$$

Comme chez l'*O. geniculata*, on trouve aussi des médu es à 21, 22 et 23 tentacules. Je n'ai noté la formule que dans deux cas. Premier cas :

$$4\,r + (4 + 3 \times 5)\,ir = 23.$$

Dans le deuxième, la méduse n'avait que trois canaux radiaires :

$$3\,r + (8 + 7 + 5)\,ir = 23.$$

BÉTENCOURT [**'88**] signale des variations du même ordre chez une espèce qu'il appelle *O. flabellata* et qui est sans doute l'*O. longissima*.

(1) *Zoolog. Centralbl.*, IX Jahrg., 1902, p. 692.

J'ai vu chez cette espèce les hydranthes insinuer leur tentacules entre leur corps et la paroi interne de l'hydrothèque et les déplacer à plusieurs reprises en frottant contre cette paroi, dans le but sans doute de nettoyer l'intérieur de leur loge. Cette manœuvre n'a pas été signalée à ma connaissance.

Il arrive souvent que des Infusoires viennent se promener sur les tentacules sans être inquiétés, mais parfois ils sont saisis et ingérés assez rapidement. Il en est de même de petits Copépodes.

Époque de reproduction. — D'avril à juillet.

Hartlaub [**'94**] signale que cette espèce est en reproduction dès le mois de mars et l'est encore en septembre, dans la mer du Nord.

Lieu de récolte. — Banc de sable qui s'étend des parcs à la jetée de Saint-Vaast ; dragages.

Hartlaub [**'94**] a trouvé cette espèce sur la carapace du Homard.

Obelia dichotoma Linné.

Dans une de mes notes [**:01** *c*] j'avais été entraîné, par suite de la fausse détermination de la petite variété de l'*O. longissima*, à faire une espèce nouvelle, l'*O. rhunicola* que j'avais ainsi appelée à cause de son abondance sur le Rhun. Je me range à l'avis d'Hartlaub qui, dans l'analyse de cette note (1), la considère comme l'*O. dichotoma*. Je le fais d'autant plus volontiers que le bord de l'hydrothèque m'a montré des festons après l'action de l'hématoxyline Delafield, ce qui concorde avec ce que dit Hincks [**'68**] « *on close investigation it (the rim) is found to be very slightly sinuated* ». Le bord de l'hydrothèque représente une cycloïde (fig. 53) ; chez l'*O. longissima* il figure une sinusoïde, ainsi que je l'ai indiqué plus haut. On a donc

(1) *Zoolog. Centralbl.*, IX Jahrg., 1902, p. 686.

là entre les deux espèces une différence très nette qui permettra de les distinguer en l'absence de la méduse. Ce caractère sera surtout utile dans le cas de jeunes hydrodèmes.

Les colonies de cette espèce atteignent à Saint-Vaast une taille assez grande, car elles peuvent mesurer jusqu'à 30cm.

La forme des hydrothèques est assez variable, ainsi que le montre la figure 53.

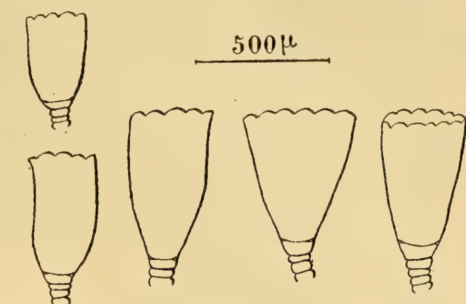


Fig. 53. — *Obelia dichotoma* L. — Différentes formes d'hydrothèques.

La méduse présente le plus souvent seize tentacules et je n'ai guère trouvé d'exceptions ; cependant dans un cas quelques colonies de cette espèce m'ont montré une grande variabilité dans le nombre des tentacules des méduses à leur sortie. Pour une colonie, sur 23 méduses observées, j'en ai trouvé 4 à 16 tentacules, 6 à 17, 9 à 18, 3 à 19 et 1 à 20. Dans une autre colonie j'ai observé les chiffres 21, 22, 23, 24. Je ne pense pas qu'il y ait eu un mélange des deux espèces, *O. dichotoma* et *O. longissima*, car les colonies soumises à l'observation offraient l'aspect de l'*O. dichotoma* et les hydrothèques examinées montraient le bord festonné de l'*O. dichotoma*. On a peut-être là un exemple d'hybridation entre les deux espèces.

Époque de reproduction. — Mai à juillet.

Lieu de récolte. — Espèce très abondante sur le Rhun, dans les anciens parcs, à la voûte des rochers (La Hougue, Montgroso, au delà de l'Ilet) ; dans les dragages, sur différentes espèces d'Hydroïdes (*Hydrallmania falcata*, *Antennularia ramosa*, *Sertularia cupressina*, *Halecium halecinum*,

Obelia bifurca Hincks.

L'espèce que j'ai récoltée se rapporte bien à celle décrite par Hincks ['**89**] qui provient de l'archipel Mergui, car elle a comme cette dernière les dents du calice échancrées au sommet; cependant elle n'est pas ramifiée et le gastroméride unique n'atteint guère plus de 1 millimètre. L'hydrothèque est un peu longue, étroite et va en s'atténuant graduellement vers le bas. Elle présente six à sept dents.

Époque de reproduction. — ?

Lieu de récolte. — Dragages, sur d'autres Hydroïdes (*Hydrallmania falcata, Diphasia rosacea*).

Gonothyræa Loveni Allman.

Espèce peu abondante à Saint-Vaast.

Époque de reproduction. — Mai.

Dans le Pas-de-Calais, d'après Bétencourt ['**99**], elle se reproduit de janvier à mars et à Helgoland, d'après Hartlaub ['**94**], de mars à juillet.

Lieu de récolte. — Voûte des rochers de Montgroso et des rochers bordant la mare d'Ovit au sud.

Bétencourt ['**99**] la considère comme commune au-dessous de la zone de balancement des marées. Hartlaub ['**94**] l'a rencontrée fréquemment en compagnie du *Campanularia flexuosa* sous les rochers et sur les Algues.

Gonothyræa gracilis Sars.

Montre des rameaux stoloniques. Rencontré deux fois seulement.

Époque de reproduction. — Mai.

Bétencourt ['99] a trouvé le gonosome en novembre.

Lieu de récolte. — Au delà de l'Ilet, fixé sur un gros caillou; courants des parcs.

Commune dans le Boulonnais d'après Bétencourt ['99], dans la zone découverte à basse mer.

Campanularia verticillata Linné.

Je n'ai pas récolté moi-même cette espèce et l'ai trouvée dans la collection de Saint-Vaast; elle provenait d'un dragage.

Époque de reproduction. — ?

Bétencourt ['99] dans le Pas-de-Calais, Hartlaub ['94] à Helgoland ont trouvé le gonosome en juillet.

Campanularia flexuosa Hincks.

Montre des rameaux stoloniques.

Époque de reproduction. — Avril à août.

Peut-être cette espèce est-elle en reproduction toute l'année à Saint-Vaast, comme elle l'est dans le Boulonnais, d'après Bétencourt ['99].

Lieu de récolte. — Espèce répandue partout à la voûte des rochers ou sur différentes Algues.

Campanularia angulata Hincks.

Espèce caractérisée par des prolongements particuliers servant à la multiplication. (Voy. p. 47.)

Époque de reproduction. — Fin juin et commencement de juillet.

Lieu de récolte. — Prairies de Zostères sur le bord des

parcs et dans les anciens parcs; sur le *Cystosira granulata* dans les anciens parcs.

Bétencourt ['99] a trouvé souvent cette espèce fixée sur l'*Hydrallmania falcata* et le *Sertularia abietina*.

Campanularia raridentata Alder.

Époque de reproduction. — ?

Lieu de récolte. — Anciens parcs, sur une tige de *Coryne vaginata;* dragages, sur l'*Hydrallmania falcata,* le *Diphasia rosacea,* l'*Halecium halecinum.*

Fam. **Sertulariidæ.**

Hydrodèmes ramifiés; hydranthes, avec un cercle unique de tentacules, complètement rétractiles; hydrothèques sessiles plus ou moins soudées à l'hydrocaule ; pas de méduses.

Levinsen ['93] ne considère comme appartenant à cette famille que les formes qui ont un opercule; il en exclut par conséquent les genres *Grammaria*, *Synthecium* et *Hypopyxis* qui n'en possèdent pas, pour les rattacher à la famille des *Campanulariidæ* (1). Le genre *Grammaria* pour lequel Allman ['88] créa la famille spéciale des « *Grammaridæ* » peut être laissé dans les *Campanulariidæ* et même se confondre avec le genre *Lafoëa*; mais je suis du même avis que Campenhausen ['97] qui pense que les genres *Synthecium* et *Hypopyxis* ne doivent pas être séparés des *Sertulariidæ*.

Dans cette famille des *Sertulariidæ*, Levinsen a établi des genres d'après la forme de l'opercule, comme il l'avait fait pour les *Campanulariidæ*. Schneider ['97] considère que toutes les formes de *Sertulariidæ* peuvent être rangées dans le genre unique *Sertularia* et il montre qu'on peut passer graduellement d'un type à l'autre. Dans ce genre unique il

(1) Le mémoire de Levinsen étant en danois, langue qui m'est inconnue, je m'en rapporte à l'analyse de Marktannèr-Turneretscher ['95].

établit un certain nombre de groupes basés sur la disposition des hydrothèques. Conformément au principe qu'il a adopté, il ne tient pas compte de l'appareil de reproduction, et il fait entrer les espèces du genre *Diphasia* dans l'un ou l'autre des deux groupes *Dynanema* et *Thujaria*, caractérisés, l'un par ses hydrothèques opposées, chaque paire étant séparée par une ligne d'articulation; l'autre par plusieurs hydrothèques, alternes, souvent presque opposées sur chaque entre-nœud. Le groupe des *Sertularella* a les mêmes limites que celles assignées par HINCKS ['**68**], ALLMAN ['**77**-'**85**] et BALE ['**84**] au genre du même nom; il renferme des formes dont les hydrothèques sont nettement alternes et séparées de deux en deux par une ligne d'articulation. Le groupe des *Pasythæa* est caractérisé par des hydrothèques opposées, tandis que certains entre-nœuds portent un grand nombre de paires d'hydrothèques très serrées; dans le groupe des *Selaginopsis*, les hydrothèques sont disposées en plusieurs rangées; enfin le groupe des *Hydrallmania* est défini comme le genre *Hydrallmania* Hincks et comprend des formes dont les hydrothèques forment une unique rangée. BONNEVIE ['**99**] adhère complètement aux vues de SCHNEIDER.

Je pense avec ce dernier que les *Sertulariidæ* forment une série continue, mais cependant je conserverai les noms des genres *Sertularia, Diphasia* et *Thujaria* tels que les a définis ALLMAN ['**88**]. Mais cet auteur rattachant au genre *Sertularia* les espèces du genre *Sertularella*, je continuerai à séparer ces deux genres en adoptant pour le genre *Sertularella* la définition suivante donnée par HARTLAUB [: **00**] : *Hydrothèques alternes bisériées; orifice de l'hydrothèque plus ou moins nettement denté avec un opercule formé de plusieurs pièces. Gonothèques d'ordinaire annelées se terminant par un prolongement tubiforme lisse ou par une surface le plus souvent inégale.*

Je suis également du même avis que SCHNEIDER lorsqu'il rattache aux *Thujaria* les genres *Desmoscyphus, Hypopyxis* et *Thecocladium* d'ALLMAN, ainsi que les *Calyptothujaria* et

Monopoma de MARKTANNER ['90] et aux *Selaginopsis* le *Pericladium* d'ALLMAN ['76], les *Staurotheca* et *Dictyocladium* du même auteur ['88] et le *Polyserias* de MERESCHKOWSKY ['77].

Sertularella polyzonias Linné.

Cette espèce développe des rameaux stoloniques comme l'indique HARTLAUB [:00] et comme je l'ai observé fréquemment.

Époque de reproduction. — Juillet et août.

HARTLAUB ['94] à Helgoland a trouvé cette espèce en reproduction en août, à quinze-seize brasses de profondeur. BÉTENCOURT ['99] la signale en activité de reproduction de septembre à mars, dans le Pas-de-Calais, soit à la côte, soit au large.

Lieu de récolte. — Courants des parcs, rochers situés au delà de l'Ilet (S.-E.) et au sud de la mare d'Ovit ; dragages.

Diphasia rosacea Linné.

Époque de reproduction. — Avril, dans la zone du balancement des marées ; d'avril en août en eau profonde.

BÉTENCOURT ['99] dit que cette espèce est en reproduction toute l'année dans le Pas-de-Calais, et HARTLAUB ['94] l'a trouvée dans le même état à Helgoland en mai et août.

Lieu de récolte. — Courants des parcs ; au delà de l'Ilet (S.-E.), dragages, sur d'autres Hydroïdes (*Hydrallmania falcata, Thujaria cupressina*).

Sertularia pumila Linné.

Époque de reproduction. — Avril à août.

Lieu de récolte. — Espèce très répandue partout autour de l'Ile, sur les *Fucus* et les rochers.

Sertularia operculata Linné.

Époque de reproduction. — Mai à juillet.

Bétencourt ['88] signale cette espèce en reproduction de janvier à mars, dans le Pas-de-Calais.

Lieu de récolte. — Cette espèce que je n'ai pas trouvée dans les dragages, est rejetée à la côte en masses considérables pendant les gros temps, comme Bétencourt ['99] l'a remarqué également sur la côte du Boulonnais. Je l'ai rencontrée aussi à marée basse au delà de l'Ilet (S.-E.) ainsi qu'à Barfleur.

Thujaria filicula Ellis et Solander.

Je n'ai pas récolté cette espèce, mais elle se trouvait dans la collection de Saint-Vaast sans indication du lieu de récolte. Elle ne portait pas de gonothèques.

Thujaria abietina Linné.

Époque de reproduction. — Juillet et août.

D'après Bétencourt ['88], cette espèce se trouve en reproduction de novembre à mars, dans le Pas-de-Calais; Hartlaub ['94] la signale dans le même état en mai, dans la mer du Nord.

Lieu de récolte. — Dragages.

Thujaria cupressina Linné.

Époque de reproduction. — Mai et juin.

Dans le Pas-de-Calais, cette espèce porte des gonothèques de novembre à juin, d'après Bétencourt ['88]; Hartlaub ['94] a trouvé des exemplaires en reproduction en mars, à Helgoland.

Lieu de récolte. — Très commune dans les dragages; est fréquemment rejetée à la côte pendant les gros temps.

Thujaria argentea Ellis et Solander.

Comme Bétencourt ['99], je pense qu'il s'agit là d'une simple variété du *T. cupressina.* De même que dans le Boulonnais, les exemplaires qui vivent à la côte sont trapus et peu développés.

Époque de reproduction. — Les rares exemplaires que j'ai récoltés n'étaient pas en état de reproduction.

Lieu de récolte. — Dragages ; se rencontre aussi dans les mares de marée au delà de l'Ilet (S.-E.).

Hydrallmania falcata Linné.

Époque de reproduction. — Mai.

Cette espèce est en pleine activité de reproduction dans le Boulonnais de novembre à mars, comme l'indique Bétencourt ['88], tandis que dans la mer du Nord, d'après Hartlaub ['94], on la trouve dans cet état de février à mai.

Lieu de récolte. — Assez commun dans les dragages; rencontré une fois au delà de l'Ilet à marée basse.

Fam. **Plumulariidæ.**

Hydrodèmes en général ramifiés suivant le mode penné ou verticillé; hydranthes avec un seul cercle de tentacules filiformes ; hydrothèques sessiles unisériées; toujours des dactylomérides le plus souvent rétractiles dans une dactylothèque; pas de méduses.

Avec Kirchenpauer ['76], je désigne les ramules qui portent les hydranthes sous le nom d'*hydroclades.* Chaque hydroclade peut être considéré comme la succession des pédoncules des hydranthes, l'hydroclade formant une sorte de sympode scorpioïde. L'axe qui porte les hydroclades sera donc l'hydrocaule, d'après la nomenclature exposée au début, mais cette hydrocaule est formée par la succession des par-

ties proximales des pédoncules des premiers hydranthes de chaque hydroclade. Je désigne sous le nom d'*articles hydrocladiaux* les articles de l'hydrocaule d'où se détachent les hydroclades, par opposition aux *articles intermédiaires* qui parfois sont intercalés entre ceux-ci. Les dactylothèques que portent l'hydrocaule seront les *dactylothèques caulinaires* (*cauline nematophores* d'Allman ['**83**]).

Les articles hydrocladiaux présentent une saillie ou *apophyse* sur laquelle s'insère l'hydroclade; on y trouve une ou plusieurs dactylothèques (*d. apophysaires* = *Ansatznematophoren* de Driesch ['**91**].

L'hydroclade, comme l'hydrocaule, est formé d'articles et dans certaines espèces ils sont de deux sortes. Les uns portent à la fois une hydrothèque et une ou plusieurs dactylothèques; je leur donne le nom d'*articles hydrothécaux* (*Hauptglieder* de Kirchenpauer ['**76**]). Les autres sont dépourvus d'hydrothèque mais peuvent porter ou non une ou plusieurs dactylothèques; ce sont les *articles intermédiaires* (*Zwischenglieder de* Kirchenpauer). L'hydroclade peut débuter soit par un article hydrothécal, soit par un article dépourvu d'hydrothèque; à ce dernier j'ai donné le nom d'*article basal* [**:03**]. Parfois il existe plusieurs articles basaux.

Les dactylothèques des articles intermédiaires sont fixées le long de la ligne médiane antérieure; pour cette raison on les dit *médianes*. Celles des articles hydrothécaux peuvent occuper cette situation et on en rencontre soit au-dessous (*médianes inférieures*), soit au-dessus (*médianes supérieures*) de l'hydrothèque; mais, en outre, il existe souvent une dactylothèque médiane, ou une de chaque côté immédiatement au-dessus et en arrière de l'insertion de l'hydrothèque. A celles-ci je donne le nom de *dactylothèques suprahydrothécales* (*supracalycine* d'Allman ['**83**]).

Schneider ['**97**] rapporte aux deux genres *Plumularia* et *Aglaophenia* tous les genres qui ont été successivement créés par les différents auteurs. Sans entrer dans la discussion je

ferai entrer les sept espèces de *Plumulariidæ* de Saint-Vaast dans les trois genres, *Plumularia, Antennularia, Aglaophenia,* tels que les a définis Hincks ['68].

Les espèces des genres *Plumularia* et *Antennularia* présentent des variations assez étendues qui établissent des passages entre elles et qui permettent d'affirmer leur parenté généalogique. Il était donc intéressant d'étudier ces variations en détail. Comme on le verra, outre les variations dues à des causes naturelles, il en est d'autres qui doivent être attribuées à des accidents, à des ruptures causées soit par un choc mécanique, soit par des animaux qui cherchent un abri dans les colonies ou qui en font leur nourriture. Ces ruptures sont alors suivies de réparations qui entraînent des modifications plus ou moins profondes dans l'architectonique de l'hydrodème.

Plumularia halecioïdes Alder.

Diagnose de Hincks. — Colonies de 2 centimètres et demi de hauteur environ; irrégulièrement ramifiées; hydrocaule composée sur une grande partie de sa longueur, simple vers le sommet; branches composées à la la base, avec trois articulations au-dessus du point d'origine; hydroclades alternes, distants, naissant immédiatement au-dessous d'une articulation et ne portant souvent qu'une seule hydrothèque, jamais plus de quatre; hydrothèques très distantes, séparées par deux ou rarement par trois articulations; dactylothèques très petites avec un orifice oblique: une au-dessus, une au-dessous de chaque hydrothèque et une sur la tige centrale au-dessus de l'origine de l'hydroclade. Gonothèques larges, ovales, tronquées au sommet, pourvues de côtes transversales et d'un court pédoncule; elles naissent sur la tige isolément ou en bouquet.

J'ai étudié deux variétés de cette espèce qu'il était intéressant de comparer, car elles proviennent de deux points éloignés. L'une m'a été obligeamment envoyée d'Alger par M. le Dr Bounhiol, auquel j'adresse mes sincères remerciements; l'autre appartient à la faune de Saint-Vaast et a été récoltée par moi-même. Pour simplifier, j'appellerai *variété A* celle d'Alger et *variété V* celle de Saint-Vaast. A première vue, ces deux variétés se distinguent facilement l'une de l'autre par leur taille et leur port différents. La *variété A* est, en effet, plus robuste, plus raide; l'hydrocaule atteint 3 à 4 centi-

mètres. La *variété V* est plus grêle et plus flexible, sa taille ne dépasse guère 2 centimètres et demi; les hydroclades en sont également moins longs que dans la *variété A*.

Hydrocaule. — L'hydrocaule est composée de deux sortes de tubes périsarcaux. Elle comprend d'abord un *tube principal* articulé porteur d'hydroclades que j'ai appelé *tube hydrocladial* [:01 *a*], traduction littérale de « *Hydrocladiate tube* » de Nutting [:00]. Le tube hydrocladial toujours articulé est entouré par un certain nombre de *tubes secondaires* non articulés (*tubes accessoires* de Nutting [: 00]). Ces différents tubes sont reliés entre eux de distance en distance par des anastomoses. Comme pour l'*Halecium halecinum*, on peut facilement séparer les tubes qui composent l'hydrocaule et en étudier la ramification en faisant bouillir l'hydrodème dans une solution de potasse plus ou moins étendue.

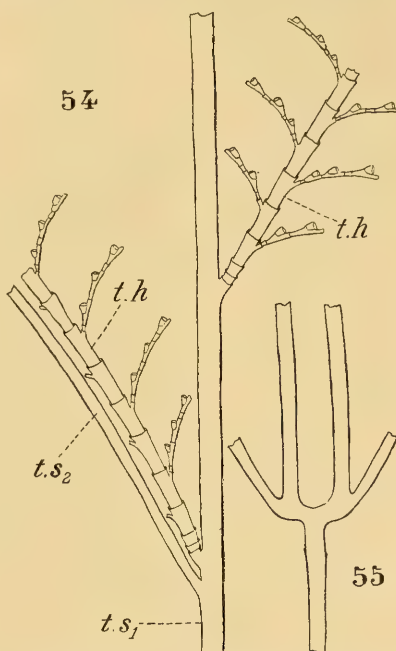


Fig. 54 et 55. — *Plumularia halecioïdes* Ald. — Ramification des tubes périsarcaux (schématique) : $t.s_1$, tube secondaire de tige; $t.s_2$, tube secondaire de branche; *t.h.*, tube hydrocladial.

On voit ainsi dans la *variété V* que les tubes accessoires (fig. 54, $t. s_1$) donnent souvent naissance latéralement au tube hydrocladial d'une branche (*t. h.*); un hydrodème très ramifié de la *variété V* m'a montré jusqu'à quatre tubes hydrocladiaux se détachant d'un même tube secondaire à différentes hauteurs; parfois le tube secondaire se bifurque et donne deux tubes hydrocladiaux qui forment chacun une branche. De certains tubes secondaires se détachent latéralement au

même point un tube hydrocladial ($t. h_1$) et un tube secondaire ($t. s_2$) qui accompagne ce dernier. Enfin, d'autres ne donnent que des tubes secondaires latéraux qui passent dans les branches ; j'en ai vu un qui au niveau du point d'insertion de deux branches avait détaché quatre tubes (fig. 55) ; deux latéraux qui se portaient dans les branches et deux supérieurs qui se poursuivaient dans la tige.

Chez la *variété A*, c'est toujours sur les tubes secondaires que prennent naissance les tubes hydrocladiaux des branches latérales. Chez la *variété V*, ce mode de ramification est la règle dans la région proximale de l'hydrodème ; mais, en outre, au voisinage de l'extrémité distale où le tube hydrocladial n'est plus accompagné de tubes accessoires, les branches naissent sur ce tube hydrocladial. Elles débutent alors comme un hydroclade ordinaire par un *article basal* ou parfois deux (fig. 56, *a. b.*) suivi d'un *article hydrothécal* (*a. h.*) auquel succèdent un ou deux articles *intermédiaires* (*a. i.*) ; après quoi viennent des articles porteurs d'hydroclades en nombre plus ou moins considérable. Parfois il n'y a pas d'article intermédiaire ; plus rarement les branches nées de la sorte ne présentent pas à leur base d'articles hydrothécaux, ou bien elles en présentent deux. Ce fait que le tube

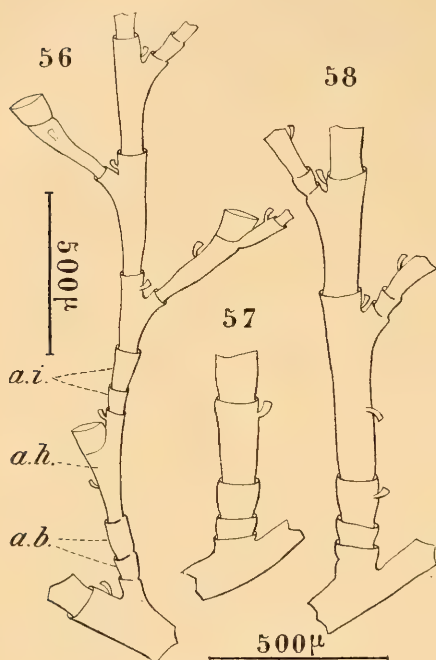


Fig. 56, 57 et 58.

Fig. 56. — *Plumularia halecioïdes* Ald. (*var. V*). — Hydroclade se transformant en branche : *a.b.*, articles basaux ; *a.h.*, article hydrothécal ; *a.i.*, articles intermédiaires. — Fig. 57 et 58. *Plumularia halecioïdes* Ald. (*var. A*). — Origine des branches.

hydrocladial des branches peut naître, chez la même espèce, et, qui plus est, sur le même hydrodème, soit du tube principal, soit des tubes secondaires, n'avait jamais été signalé chez les *Plumulariidæ*. En effet, chez certaines espèces, ainsi que NUTTING [**:00**] s'en est assuré, c'est le tube hydrocladial seul qui donne les branches; chez d'autres, elles naissent uniquement des tubes accessoires. Sur les sept espèces que cet auteur a étudiées cinq se rattachaient au premier cas et deux au second.

Lorsque le tube hydrocladial d'une branche tire son origine d'un tube accessoire, il débute en général dans la *variété V*, conformément à ce qu'a vu HINCKS [**'68**], par deux articles sans hydroclades (articles basaux) courts et subégaux ; le deuxième est cependant un peu plus long, mais rarement beaucoup plus que le premier. On constate parfois la présence d'un seul article ou même de trois, le troisième étant plus long que les deux autres. Sur quarante et une origines de branches observées, vingt-huit présentaient deux articles basaux, sept n'en avaient que trois et six n'en offraient qu'un seul.

Dans la *variété A*, le nombre d'articles basaux des branches présente plus de variations encore. En effet, sur soixante-deux insertions observées, j'en ai trouvé deux à quatre articles basaux, vingt-six à trois, vingt-neuf à deux et cinq à un. Ainsi donc, il y a presque autant de branches dont l'article hydrocladial débute par trois articles que par deux. La longueur de ces articles augmente généralement en direction distale ; le premier est court, le second est à peu près le double du premier et le troisième le double du second (fig. 57). Dans l'un des cas où il existait quatre articles, cette progression se retrouvait ; tandis que dans l'autre, le quatrième article était aussi long que le troisième.

Une particularité qui n'existe que dans la *variété A*, c'est la présence de dactylothèques sur ces articles de base ; mais là, la variation est très grande. Rarement, il existe une dactylothèque sur le premier article ; fréquemment, elle manque sur le suivant ou sur les deux suivants, s'il y en a trois.

C'est le plus souvent sur le troisième article que se rencontre une dactylothèque (fig. 57), quelquefois sur le deuxième (fig. 58) et très rarement sur les deux à la fois. Enfin, dans cette même variété, le premier article hydrocladial d'une branche est très souvent muni d'une dactylothèque située généralement du côté opposé à l'insertion de l'hydroclade, ou parfois à une certaine distance au-dessous (fig. 58).

La succession des articles du tube hydrocladial est assez régulière dans la *variété A*, mais elle est parfois troublée par suite de la rupture de ce tube. La ligne suivant laquelle a eu lieu la rupture est facile à distinguer des lignes d'articulation (fig. 59, 60, *l.a.*), car elle est en général irrégulière (*l.r.*) mais parfois peu visible ; de plus, à ce niveau on distingue une sorte de cran dans le périsarque au lieu d'un emboîtement comme pour les véritables articulations. La rupture a été suivie d'une régénération (1) et il s'est formé un petit article que j'ai appelé [: **01**] *article de réparation* (*a.r.*). Cet article de réparation peut être suivi directement d'un article porteur d'un hydroclade (fig. 59, 60), ou bien il s'intercale un article dépourvu d'hydroclade que j'appelle *article supplémentaire* (fig. 61, 62, *a.s.*). La cassure de l'article peut d'ailleurs se faire soit au-dessus de l'insertion de l'hydroclade (fig. 62), soit au-dessous (fig. 59, 60, 61). Ces réparations sont assez rares et se rencontrent presque toujours au sommet de la tige ou de la branche où le tube hydrocladial n'est pas protégé par les tubes secondaires. Plus fréquemment on trouve un ou deux articles intermédiaires successifs (fig. 63, *a.i.*) sans qu'il y ait trace de réparation ; rarement ces articles intermédiaires portent une dactylothèque, mais le cas se rencontre cependant.

La longueur des articles hydrocladiaux est en moyenne de 440 μ ; celle des articles intermédiaires, de 140 μ.

Dans la *variété V*, il n'est pas rare de trouver, entre les articles hydrocladiaux, un article intermédiaire et parfois

(1) Hartlaub [: **00**] a observé un fait de régénération semblable après rupture chez le *Sertularella tenella* Ald.

deux, mais cette variété ne m'a jamais montré de traces de réparations sur les tiges ou les branches. Il est probable que, grâce à sa flexibilité, cette variété est moins sujette aux ruptures que la *variété A*.

J'ai observé aussi la présence sur le même article de deux hydroclades côte à côte ou opposés.

La longueur des articles hydrocladiaux est en moyenne de

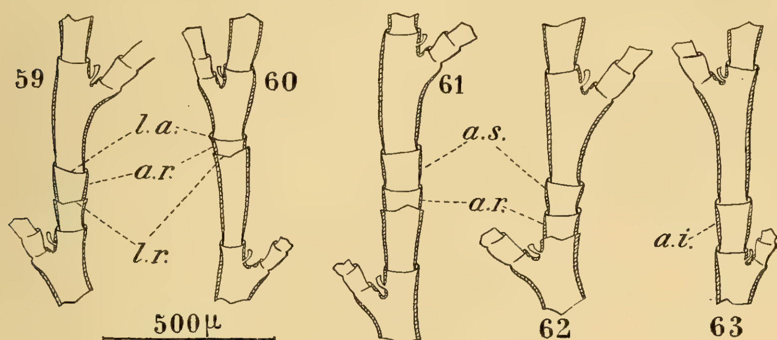


Fig. 59, 60, 61, 62 et 63.

Fig. 59, 60, 61 et 62. — *Plumularia halecioïdes* Ald. *var. A.* — Modifications apportées par une rupture suivie de régénération, dans la succession des articles de l'hydrocaule : *l.r.*, ligne de rupture ; *l.a.*, ligne d'articulation ; *a.r.*, article de réparation ; *a.s.*, article supplémentaire. — Fig. 63. Partie d'hydrocaule montrant un article intermédiaire *a.i.*

400 µ ; celles des articles intermédiaires n'est que de 70 µ.

Ajoutons qu'il existe toujours dans les deux variétés une dactylothèque caulinaire au-dessus de l'apophyse (fig. 65, *d.m.c.*), mais il n'y en a pas sur l'apophyse ; cependant on aperçoit un amincissement du périsarque qui représente la trace d'une dactylothèque. C'est ce que l'on remarque dans les figures 59-63 et mieux dans la figure 65 (*t.*).

Hydroclade. — Dans la *variété A*, l'hydroclade débute soit par un *article basal* (fig. 66, *a.b.*) sans dactylothèque, soit directement par un article hydrothécal ; il existe même un cas intermédiaire, c'est celui où l'article basal est peu marqué. Ces trois cas peuvent se présenter dans un même hydro-

dème, mais il est rare de trouver deux articles basaux. J'ai vu une seule fois l'article basal muni d'une dactylothèque.

On trouve aussi très fréquemment des anomalies dues à une ou plusieurs ruptures suivies de réparation. Ces anomalies sont surtout fréquentes dans la région inférieure de l'hydrocaule, et dans ce cas il existe trois, quatre, cinq et même six articles basaux. On peut observer la plus grande variabilité dans la succession de ces articles basaux. La succession la plus fréquente est la suivante : article basal (fig. 64, *a.b.*), article hydrothécal cassé, *article de réparation* (*a.r.*) suivis d'un *article supplémentaire* (*a.s.*) ; ce dernier manque rarement. Je n'ai constaté son absence qu'une fois sur quarante-deux hydroclades régénérés, tandis qu'il était présent seize fois; deux fois seulement l'article hydrothécal cassé à la base était suivi immédiatement d'un article hydrothécal sans article de réparation. La rupture peut aussi affecter l'article basal et, comme dans le cas précédent, l'article de réparation est généralement suivi d'un article supplémentaire. On peut aussi rencontrer deux cassures successives; la complication est alors plus grande. La succession la plus complexe que j'ai trouvée comprenait : un article basal, un article hydrothécal cassé, un article de réparation, un nouvel article cassé suivi d'un nouvel article de réparation et d'un article supplémentaire, ce qui faisait six articles basaux.

On ne peut d'ailleurs douter que ces anomalies soient dues à des cassures suivies de régénération de l'hydroclade, car on trouve tous les passages depuis le simple bourgeon en forme de bouton faisant à peine saillie en dehors du tube sectionné, jusqu'à l'hydroclade complètement formé. La figure 65 indique les premiers stades de cette régénération. D'ailleurs la partie régénérée est facilement reconnaissable, car son périsarque est moins épais et moins coloré que celui des parties anciennes.

Dans la *variété V*, la base de l'hydroclade présente à peu près les mêmes particularités. La présence d'un article basal est la plus fréquente ; mais parfois on en trouve aussi deux

(fig. 56, *a.b.*) ou pas du tout et ce dernier cas est surtout fréquent sur les branches nées du tube hydrocladial (fig. 56). Les anomalies dues à des ruptures suivies de régénération sont fréquentes dans la partie inférieure de l'hydrocaule ; la succession de quatre articles basaux, indiquée plus haut pour la *variété A*, n'est pas rare, mais celle de trois articles basaux est tout aussi fréquente, et alors l'article supplémentaire fait défaut, l'article de réparation étant suivi immédiatement d'un article hydrothécal.

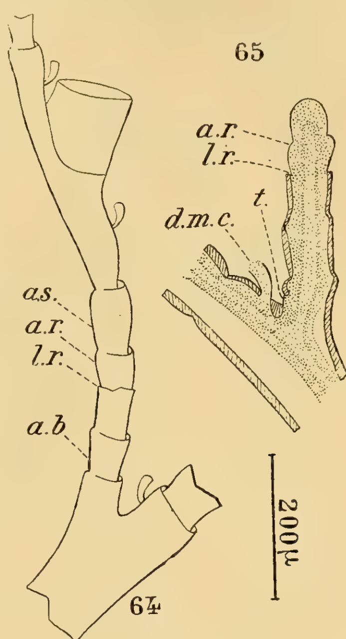


Fig. 64 et 65.

Fig. 64. — *Plumularia halecioïdes* Ald. *var. A.* — Base de l'hydroclade après rupture suivie de régénération : *a.b.*, article basal ; *l.r.*, ligne de rupture ; *a.r.*, article de réparation ; *a.s.*, article supplémentaire. — Fig. 65. Hydroclade cassé à la base, en voie de régénération : *l.r.*, ligne de rupture ; *a.r.*, article de réparation ; *d.m.c.*, dactyloméride caulinaire ; *t.*, trace d'un dactyloméride apophysaire disparu.

Dans la *variété A*, la succession des articles de l'hydroclade présente aussi des particularités intéressantes. Il arrive, en effet, fréquemment, que le 2e article hydrothécal suive immédiatement le 1er sans article intermédiaire et soit lui-même suivi directement d'un article hydrothécal (fig. 66, *a.h.*) ; même parfois certains hydroclades montrent jusqu'à cinq articles hydrothécaux successifs sans intercalation d'articles intermédiaires ; les derniers articles hydrothécaux sont toujours séparés par des articles intermédiaires (*a.i.*). Rarement entre deux articles hydrothécaux on trouve deux articles intermédiaires.

Les hydroclades cassés peuvent se régénérer et ce phénomène entraîne des anomalies dont la variabilité est très grande. Les deux successions les plus fréquentes sont indiquées dans les figures 67 et 68 ; l'article cassé est un article

intermédiaire ou un article hydrothécal qui s'est rompu à la base ; l'article de réparation (*a.r.*) est suivi ou non d'un article supplémentaire (*a.s.*). Plus rarement l'article hydrothécal est cassé au-dessus de l'hydrothèque ; dans ce cas j'ai toujours vu un article supplémentaire, et une seule fois j'en ai vu deux. Enfin il peut aussi y avoir deux ruptures successives et on compte alors quatre ou cinq articles intermédiaires successifs ; par exemple, article intermédiaire normal, article hydrothécal cassé au-dessous de l'hydrothèque, article de réparation, deuxième article cassé, article de réparation suivi de l'article hydrothécal.

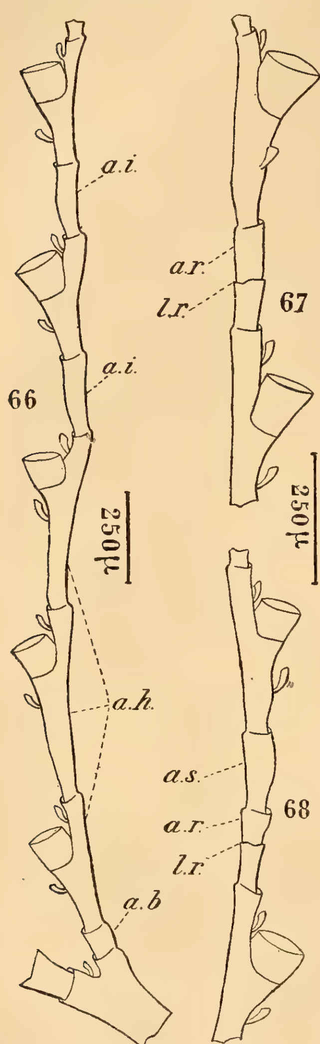


Fig. 66, 67 et 68. — *Plumularia halecioïdes* Ald. *var. A.* — Parties d'hydroclades : *a.b.*, article basal ; *a.i.*, article intermédiaire ; *a.h.*, a. hydrothécal ; *l.r.*, ligne de rupture ; *a.r.*, article de réparation ; *a.s.*, a. supplémentaire.

Dans la *variété V*, l'article intermédiaire peut manquer entre deux articles hydrothécaux, mais il n'y a rien de régulier ; son absence peut être constatée aussi bien à l'extrémité proximale qu'à l'extrémité distale de l'hydroclade. La présence de deux articles intermédiaires qui était rare dans la *variété A* est assez fréquente dans la *variété V*.

Les ruptures suivies de réparations sont rares, contrairement à ce qui existe dans la variété algérienne, ce qui tient sans doute, comme pour la tige, à la plus grande flexibilité des hydroclades.

Dans la *variété A*, les hydroclades de la région moyenne

de l'hydrocaule comptent en général 5 à 7 articles hydrothécaux ; dans la *variété V*, il n'y a le plus souvent par hydroclade que 3 ou 4 articles hydrothécaux, mais on peut aussi en trouver 5, 6 et même 7 dans des colonies nées sur la même hydrorhize. Le nombre d'hydrothèques d'un hydroclade étant essentiellement variable, on ne peut donc pas songer à établir une variété sur ce seul caractère, comme l'a fait KIRCHENPAUER ['**76**] dont la variété *Plumularia halecioïdes adriatica* possède 5 à 10 hydrothèques sur chaque hydroclade.

La longueur des articles de l'hydroclade est variable. Dans la *variété A*, comme dans la *variété V*, la longueur de l'article basal varie de 70 à 90 μ. La longueur du premier article hydrothécal est comprise pour la première entre 300 et 400 μ et pour la seconde entre 350 et 430 μ. La longueur est à peu près la même pour un article hydrothécal précédé d'un article intermédiaire, tandis que les articles hydrothécaux non précédés d'un article intermédiaire sont plus longs ; pour la *variété A*, leur longueur varie entre 400 et 600 μ ; dans la *variété V*, elle est plus grande, car elle atteint en général 650 μ. Les articles intermédiaires sont aussi plus longs dans cette dernière variété ; leur longueur est comprise entre 200 et 300 μ et dans la première entre 140 et 240 μ.

La somme de l'article intermédiaire quand il existe et de l'article hydrothécal qui le suit donne une longueur à peu près égale à celle de l'article hydrothécal non précédé d'un article intermédiaire ; c'est, en effet, la partie proximale de l'article hydrothécal qui est allongée par suite de la coalescence de l'article intermédiaire avec l'article hydrothécal ; l'hydrothèque reste, en effet, toujours située à la partie distale de l'article. Cette particularité se retrouve chez le *P. echinulata.*

Les dactylothèques caulinaires, médianes inférieures et suprahydrothécales ont la forme d'un tube très peu développé et sont monothalamiques ; elles paraissent un peu mobiles.

J'ai observé deux fois la ramification de l'hydroclade dans la *variété A* seulement. Dans l'une des observations, l'hydroclade de second ordre, très court, était né à l'intérieur de la première hydrothèque et il s'agissait là d'une régénération après la mort de l'hydranthe. Enfin il me reste à citer dans la *variété A* la présence de rameaux stoloniques que j'ai étudiés précédemment, p. 29.

Gonosome. — Les gonothèques de ces deux variétés présentent des côtes transversales qui forment des anneaux saillants plus ou moins réguliers ; ce caractère a été indiqué par Hincks ['**68**]. Dans la *variété V*, j'ai toujours vu les gonanges naître sur les tubes secondaires ainsi que sur l'hydrorhize. Cette disposition paraît aussi exister dans la *variété A* ; cependant par exception j'ai trouvé deux gonanges sur un tube hydrocladial.

CONCLUSIONS

D'après cette étude, on voit que la diagnose de cette espèce donnée par Hincks doit être modifiée, puisqu'un grand nombre de caractères sont variables. Les additions à faire pour la compléter sont donc les suivantes qui résument l'étude détaillée que je viens de faire : les hydrodèmes atteignent jusqu'à 4^{cm} de haut ; le tube hydrocladial des branches peut naître soit des tubes secondaires, soit du tube hydrocladial de la tige ; à sa base on compte de un à quatre articles basaux parfois munis d'une dactylothèque ; le tube hydrocladial peut présenter des articles intermédiaires ; le nombre des hydrothèques par hydroclade est très variable et peut aller jusqu'à 10 ; il n'existe pas toujours un article intermédiaire entre deux articles hydrothécaux ; parfois il en existe deux. Enfin, on doit noter la présence de ruptures suivies de régénération, qui modifient encore l'architectonique de l'espèce ; un article cassé est presque toujours suivi d'un court article de réparation, suivi ou non d'un article supplémentaire. Ces ruptures se rencontrent aussi bien sur le tube

hydrocladial de la tige et des branches que sur les hydroclades eux-mêmes.

Époque de reproduction. — Juin et juillet.

Lieu de récolte. — Courants des anciens parcs, à la base des *Cystosira.*

Plumularia echinulata Lamark.

Diagnose de Hincks : Hydrocaule articulée, simplement pennée ; entre-nœuds plutôt courts et atténués vers le bas ; hydroclades alternes, un sur chaque entre-nœud, avec deux articulations immédiatement au-dessus du point d'origine ; hydrothèques séparées par une simple articulation ; dactylothèques très petites, simples, soudées à la tige, une derrière et au-dessus du calice, une au-dessous et une (ou quelquefois deux) à l'aisselle de l'hydroclade ; gonothèques ovales, subsessiles, avec des côtes longitudinales épineuses, très abondantes sur les stolons et sur l'hydrocaule.

Cette espèce m'a montré un certain nombre de variétés que j'étudierai séparément. L'une que l'on peut considérer comme le type de l'espèce, car ses caractéristiques s'écartent peu de celles données par Hincks ['**68**], a été récoltée sur les pierres; une deuxième se rencontre sur les Zostères, une troisième à l'extrémité des *Chorda filum*, une autre sur le *Cystosira*, enfin une cinquième a été trouvée sur une bouée.

Type. — Le *P. echinulata type* de Saint-Vaast est assez commun ; l'hydrocaule atteint une longueur d'environ 3 centimètres ; il porte des hydroclades qui dans la région moyenne ont 6 millimètres environ avec une dizaine d'articles hydrothécaux ; les articles de l'hydrocaule ont une longueur moyenne de 600 μ, mais peuvent atteindre 700 μ ; à la base de l'hydrocaule il existe souvent un petit nombre d'articles sans hydroclades.

Comme variation, on rencontre parfois un article intermédiaire séparant deux articles hydrothécaux. Kirchenpauer ['**76**] indique aussi dans cette espèce la présence de cet article intermédiaire. Les articles hydrothécaux ont une longueur qui peut varier de 440 à 540 μ (la longueur la plus commune

est 525 μ). La longueur des articles intermédiaires est comprise entre 130 et 170 μ.

Le périsarque des articles hydrothécaux est d'une épaisseur constante en arrière, mais en avant il présente un épaississement dans la région supérieure de l'article (*e.s.*) et un dans la région inférieure (*e.i.*), comme le montre la figure 69. Il existe aussi dans la région moyenne un bourrelet périsarcal (*e.m.*) qui limite inférieurement l'hydrothèque dont le fond (*f.*) est fortement épaissi.

Des observations que j'ai faites, je puis conclure à la généralité de la présence de deux dactylomérides, à l'aisselle des apophyses sur lesquelles s'insèrent les hydroclades; et, si l'on n'en observe qu'un parfois, c'est que les deux dactylomérides se sont rétractés et se sont fusionnés entre eux; mais leur origine est double, ainsi qu'on peut s'en assurer par l'examen de la figure 69. On voit à l'aisselle même de l'hydroclade un épaississement axillaire du périsarque et, de part et d'autre, deux orifices par chacun desquels s'échappe un dactyloméride (*d.m.a.*). Les deux dactylomérides sont ainsi très rapprochés et il n'est pas étonnant qu'ils se confondent en se rétractant. Dans les animaux fixés par l'alcool ou d'autres réactifs, c'est ordinairement ce qui se présente, mais si la fixation a été parfaite et qu'elle ait saisi les dactylomérides en extension, alors on voit bien qu'il en existe deux; la figure 69 représente deux dactylomérides un peu rétractés et qui sont réunis à leur base; l'un est caulinaire et l'autre apophysaire.

Une particularité intéressante, c'est qu'il n'y a pas de dactylothèque, comme on peut s'en assurer en observant à un fort grossissement. Hincks ['**68**] en représente cependant une dans son dessin, de même que Varenne ['**82**]; Weissmann ['**83**] paraît avoir remarqué cette absence, car dans son dessin il ne figure pas de dactylothèque axillaire, mais dans le texte il ne fait pas mention de cette particularité. Dans les régions inférieures de l'hydrocaule les orifices sont bouchés par une sécrétion de périsarque. Le dactyloméride suprahy-

drothécal (*d.m.s.*) n'est pas davantage protégé par une dactylothèque et il sort par un orifice percé dans le périsarque. Ces particularités se retrouvent chez les différentes variétés

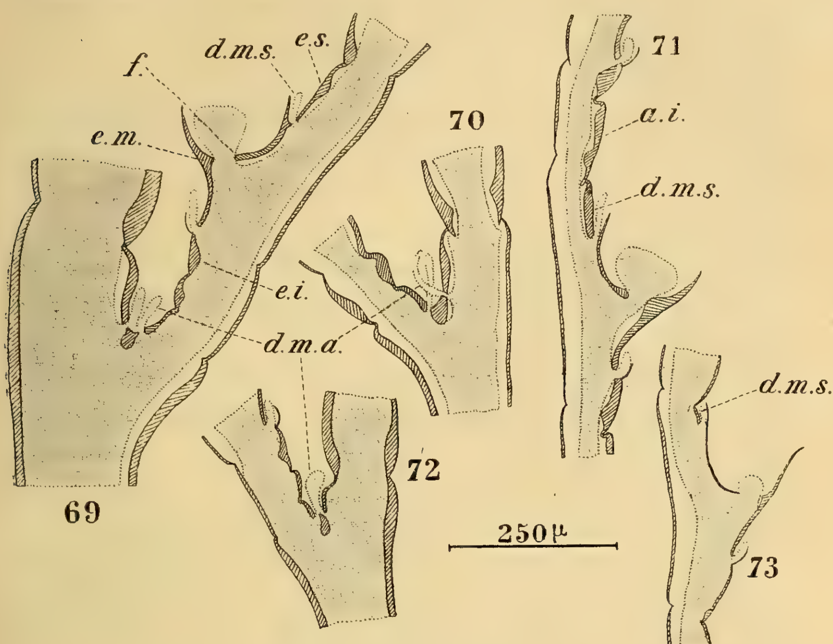


Fig. 69, 70, 71, 72 et 73.

Fig. 69. — *Plumularia echinulata* Lamk. *type*. — Fig. 70, 71. Id. var. *zostericola*. — Fig. 72, 73. Id. var. *pinnatoïdes*. — Parties d'hydrocaule et d'hydroclade : *a.i.*, article intermédiaire ; *d.m.a.*, dactylomérides axillaires (caulinaire et apophysaire) ; *d.m.s.*, dactyloméride suprahydrothécal ; *e.i.*, *e.m.*, *e.s.*, épaississements inférieur, moyen et supérieur de l'article hydrothécal ; *f*, fond de l'hydrothèque.

de cette espèce et je n'y reviendrai que pour mettre en évidence les variations.

Jickeli ['**83**] a établi un nouveau genre *Kirchenpaueria* (adopté par Bale ['**93**]), sur l'examen de trois fragments où il a constaté la présence de dactylomérides sans dactylothèques. Cette particularité ne me paraît pas suffisante pour un caractère générique et sépare des espèces telles que le *P. echinulata* et le *P. pinnata* qui ont des affinités réelles, comme je le montrerai plus loin. Je conserverai donc le nom

de *Plumularia* à cette espèce. Le *Kirchenpaueria* sp. de Jickeli ne diffère du *P. echinulata* que par la présence de trois dactylomérides à l'aisselle de l'apophyse. Jickeli propose d'appeler l'ouverture par laquelle passe le dactyloméride, *sarcocope*, qu'il vaut mieux remplacer par *sarcopore* (Delage [: 01]) ou mieux encore par *dactylotrème*.

Les dactylothèques médianes inférieures, seules présentes, sont peu développées et représentent une sorte de gouttière ouverte vers le haut. Il en est de même dans les différentes variétés de cette espèce.

J'ai observé quelquefois mais rarement la ramification de l'hydroclade. Les branches se détachent de la région inférieure de la tige où les hydroclades sont tous brisés à leur base; elles débutent par quelques articles sans hydroclades; parfois on peut observer à la base la trace d'une rupture et alors la branche peut être considérée comme provenant d'une régénération.

Variété des Zostères. — Cette variété a une taille de 1 centimètre à $1^{cm},5$ et des hydroclades de $3^{mm},8$ au maximum avec huit hydranthes dans la région moyenne de la colonie. Elle est donc plus petite que l'espèce type.

L'hydrocaule commence souvent par un nombre variable d'articles sans hydroclades; les articles hydrocladiaux se succèdent assez régulièrement et ne portent qu'un seul hydroclade (sur près de 300 articles, je n'en ai vu qu'un avec deux hydroclades). Il n'est pas rare cependant de voir entre deux articles hydrocladiaux un article intermédiaire qui ne porte pas d'hydroclade. Ce cas s'est présenté chez 6 hydrodèmes sur 12 examinés, et l'un qui comptait 32 articles hydrocladiaux montrait 5 articles intermédiaires échelonnés le long de l'hydrocaule; un autre en montrait 2 successifs.

La longueur des articles hydrocladiaux est en moyenne de 450 μ, celle des articles intermédiaires de 200 μ.

Cette variété montre très nettement les deux dactylomé-

rides axillaires (fig. 70, *d.m.a.*), les deux orifices qui leur donnent issue sont plus éloignés que dans le cas précédent, comme le montre la figure.

Il existe généralement à la base de l'hydroclade un article basal; on en trouve rarement deux (5 cas sur 213 hydroclades examinés); dans un autre cas il y avait bien deux articles basaux mais le deuxième était la partie inférieure d'un article hydrothécal cassé. L'article basal a environ 100 μ de longueur.

Ce qui caractérise essentiellement cette variété c'est la présence fréquente d'un article intermédiaire entre deux articles hydrothécaux (fig. 71, *a.i.*), et il est rare de rencontrer un hydroclade où les articles hydrothécaux se succèdent sans l'interposition d'un article intermédiaire; parfois tous les articles hydrothécaux d'un même hydroclade sont séparés entre eux par un article intermédiaire. Cette particularité rapproche la variété en question du *P. similis* Hcks. Elle a été déjà signalée par DE VARENNE [**'82**], par WEISSMANN [**'83**], ainsi que par THORNELY [**'94**].

Comme dans l'espèce type, le périsarque montre des épaississements aux mêmes points, mais ils sont encore plus accentués. L'article intermédiaire présente aussi deux épaississements (fig. 71, *a.i.*). Ces bourrelets du périsarque sont plus marqués dans la partie inférieure de l'hydroclade.

L'hydrothèque est un peu plus profonde que dans l'espèce type et le bord supéro-postérieur de l'hydrothèque n'atteint pas, de même que dans l'espèce type, la ligne d'articulation (fig. 71).

La longueur des articles hydrothécaux varie de 350 à 500μ et celle des articles intermédiaires de 100 à 140 μ. Ajoutons que généralement l'article hydrothécal qui suit un article intermédiaire est plus court que les autres. Ce fait est comparable à ce qui existe chez le *P. halecioïdes*.

Les cassures suivies de réparation sont rares; je n'en ai observé que deux cas sur les 213 hydroclades examinés.

Dans l'un, l'article de réparation était suivi d'un article supplémentaire ; dans l'autre, il n'y en avait pas.

Les gonanges sont pour la plupart munis d'épines et sont portés, lorsque la colonie est jeune, par l'hydrorhize ; ils sont pressés les uns contre les autres et forment sur les feuilles de Zostères comme un véritable feutrage qui les recouvre entièrement. Lorsque la colonie est âgée, on voit aussi des gonanges se détacher de l'hydrocaule dans sa partie inférieure.

Variéte des Chorda filum. — Cette variété diffère du *P. echinulata type* par une taille plus faible (elle n'atteint en effet que 1 centimètre à 1 centimètre et demi) et par la présence fréquente, surtout à l'extrémité des hydroclades, d'articles intermédiaires. Les gonanges sont épineux, se détachent surtout de l'hydrorhize et forment un revêtement épais à l'extrémité du *Chorda filum*. Cette variété est intermédiaire entre l'espèce type et la variété qui croît sur les Zostères.

Variété des Cystosira. — La variété qui croît à la base des *Cystosira* se rapproche par sa taille de l'espèce type, car elle atteint 2 à 3 centimètres, avec, dans la région moyenne, des hydroclades de 5 millimètres environ, portant neuf hydranthes ; mais elle en diffère par la présence fréquente d'un article (très rarement de deux) intermédiaire, situé entre deux articles hydrothécaux, comme dans la variété des Zostères. Comme chez celle-ci encore, on peut voir le long de l'hydrocaule, entre deux articles hydrocladiaux, un article intermédiaire sans trace de réparation.

Il existe également deux dactylomérides nettement distincts au point d'insertion de l'hydrocaule, et ils sont un peu plus rapprochés que dans la variété précédente, mais moins que dans l'espèce type.

Le périsarque montre de plus des épaississements analogues à ceux d l'espèce type.

La longueur des articles hydrothécaux varie de 350 à 520 μ

et celle des articles intermédiaires de 100 μ à 150 μ. La longueur des articles hydrothécaux précédés d'un article intermédiaire est plus petite que celle des autres. Il est à remarquer qu'en ajoutant à la longueur de l'article intermédiaire celle de l'article hydrothécal qui le suit, on obtient la longueur des articles hydrothécaux non précédés d'articles intermédiaires, longueur qui est comprise entre 490 et 520 μ.

Les gonanges ne sont généralement pas épineux, mais irrégulièrement annelés pour la plupart. Lorsqu'ils portent des épines ils en ont peu.

J'ajouterai que cette variété est, dans certains cas, fortement colorée en brun rougeâtre ; cependant, on peut trouver aussi sur les Cystosires des colonies sans coloration et présentant tous les caractères de l'espèce type.

J'ai trouvé dans une touffe de colonies de cette variété une colonie qui montrait tous les caractères de l'espèce type à part la coloration rouge brunâtre. Un des hydroclades présentait une particularité à signaler : il portait un hydroclade secondaire à trois hydranthes qui se détachait au dessous d'une hydrothèque et latéralement. Cette particularité n'est d'ailleurs pas un cas isolé et, dans une colonie de cette variété des *Cystosira*, cinq hydroclades montraient des bourgeons latéraux, débuts d'hydroclades secondaires, dont un d'ailleurs présentait le premier article hydrothécal avec un hydranthe.

Variété de la Bouée de la Dent. — Elle se présente en buissons touffus de colonies qui se détachent d'un lacis serré de stolons hydrorhizaux.

Dans le tiers inférieur de la colonie, les articles de l'hydrocaule sont dépourvus d'hydroclades ; ceux-ci ont été rompus au niveau de leur insertion ou au-dessus de leur premier article. Les articles de l'hydrocaule portent parfois deux hydroclades, comme chez le *P. pinnata* ; dans la région inférieure et moyenne on trouve une alternance irrégulière d'articles porteurs d'un et deux hydroclades, tandis que

dans la région supérieure on trouve un nombre variable d'articles qui ne portent qu'un seul hydroclade. Je n'ai pas rencontré d'articles intermédiaires et n'ai vu aucune réparation.

Les articles à un seul hydroclade ont une longueur moyenne de 430 μ tandis que celle des autres atteint 730 μ. La longueur de chaque colonie est de 2 centimètres environ. L'hydrocaule est dressée.

Les hydroclades ont une longueur d'environ 3^{mm},3 dans la région moyenne, avec 11 ou 12 articles hydrothécaux. A l'aisselle de la courte apophyse sur laquelle ils s'insèrent, existent comme dans l'espèce type deux orifices séparés, mais encore plus rapprochés que dans les cas précédents. L'un appartient à l'article de la tige, l'autre à son apophyse. Par ces deux ouvertures sort le dactyloméride qui a ainsi une origine double (fig. 72, *d.m.a.*). Je pense qu'à l'état d'extension on verrait deux dactylomérides comme dans les autres variétés ; mais je ne l'ai pas observé, car je n'ai eu en ma possession que des animaux conservés dans l'alcool et qui étaient très rétractés.

L'hydroclade débute par un article basal court (80 μ) qui manque très rarement et ne porte pas de dactyloméride. Parfois, mais très rarement (4 cas sur 186 hydroclades observés), par suite de la rupture de l'hydroclade à sa base, rupture suivie de réparation, on trouve plusieurs articles basaux. J'ai observé dans un cas la succession suivante : article basal, article hydrothécal cassé, article de réparation, article supplémentaire ; dans un autre, article basal cassé, article de réparation, article supplémentaire ; dans un troisième et quatrième cas, la succession précédente, mais dans l'un il y avait deux articles supplémentaires et dans l'autre aucun.

Les articles hydrothécaux ont une longueur qui varie de 280 à 350 μ et sont par conséquent plus courts que dans toutes les autres variétés. A part quelques rares exceptions, ils se succèdent régulièrement sans articles intermédiaires. En effet, je n'ai observé sur les 186 hydroclades examinés

que quatre fois la présence d'un article intermédiaire et une fois celle de deux. Je n'ai trouvé que 8 réparations d'hydroclades et dans ces 8 cas on trouvait deux articles (article hydrothécal cassé, article de réparation) séparant deux articles hydrothécaux.

Le périsarque de l'hydroclade est d'une épaisseur assez uniforme et si l'on voit trois épaississements, l'un dans la région inférieure de l'article hydrothécal, l'autre dans la région supérieure et l'autre servant à former le fond de l'hydrothèque, ceux-ci sont peu marqués. L'épaississement de la région inférieure est plus marqué sur le premier article hydrothécal.

L'hydrothèque de cette variété est plus profonde et plus évasée que celle des autres variétés ; son bord postérieur atteint ou même dépasse la ligne d'articulation (fig. 73). Derrière l'hydrothèque on aperçoit un dactyloméride nu (*d.m.s.*).

Les articles inférieurs de l'hydrocaule portent des gonanges, dont la forme est plus ou moins irrégulière, mais ces gonanges ne sont point épineux. Parfois ils se sont développés sur la section d'un hydroclade.

CONCLUSIONS

En résumé, cette étude du *P. echinulata* nous a appris que cette espèce présente à l'aisselle de l'hydroclade deux dactylomérides nus plus ou moins rapprochés ; l'un doit être considéré comme caulinaire et l'autre comme apophysaire ; le dactyloméride suprahydrothécal est également dépourvu de dactylothèque. Elle nous a montré de plus que cette espèce est sujette à des variations très étendues. En laissant de côté les variétés secondaires qui croissent sur les *Cystosira* et les *Chorda filum*, lesquelles ne sont que des formes de passage, on peut distinguer trois variétés bien tranchées : 1° Le *Plumularia echinulata type*, caractérisé par ce fait que ses hydroclades présentent rarement des articles intermédiaires, par la longueur plus grande des articles hydrothé-

caux, par le peu de profondeur de ses hydrothèques, par sa taille plus grande et par ses gonothèques très épineuses, du moins lorsqu'elles sont âgées. 2° Le *P. echinulata* var. *zostericola*, que j'appelle ainsi en raison de son habitat, caractérisé par la présence fréquente d'articles intermédiaires sur l'hydrocaule et surtout sur les hydroclades, par sa taille plus petite, par l'écartement assez grand des dactylomérides situés à l'aisselle de l'apophyse (l'un nettement caulinaire et l'autre apophysaire), par les bourrelets du périsarque, très marqués en bas et en haut de chaque article. 3° Le *P. echinulata* var. *pinnatoïdes* (Bouée de la Dent) qui se rapproche du *P. pinnata* par la présence fréquente de deux hydroclades sur certains articles de l'hydrocaule. Cette troisième variété est caractérisée par la succession à peu près régulière des articles hydrothécaux sans articles intermédiaires, par le rapprochement des dactylomérides caulinaire et apophysaire, par les faibles bourrelets du périsarque, par les hydrothèques profondes et évasées dont le bord supérieur atteint la ligne d'articulation, par les gonothèques peu épineuses nées sur l'hydrocaule.

A cause de ces variations, on devra donc définir l'espèce *P. echinulata* d'une façon plus large et ajouter les caractères suivants à ceux donnés par Hincks [**'68**] : il existe un ou plusieurs hydroclades alternes sur chaque article de l'hydrocaule, qui comprend des articles hydrocladiaux, et des articles intermédiaires moins nombreux ; les hydroclades sont formés d'articles hydrothécaux avec ou sans interposition d'articles intermédiaires ; il existe un dactyloméride caulinaire et un dactyloméride apophysaire très rapprochés l'un de l'autre et dépourvus de dactylothèques ; l'unique dactyloméride suprahydrothécal est également nu et sort comme les précédents par une ouverture (*sarcotrème*) percée dans le périsarque ; gonothèques munies ou non d'épines.

Remarque. — La présence fréquente d'un article intermédiaire chez une des variétés du *P. echinulata* me conduit à

émettre un doute sur l'existence réelle du *P. similis* Hcks. En effet, les trois principaux caractères qui d'après Hincks ['68] différencient cette dernière espèce du *P. echinulata* sont la présence d'articles intermédiaires sur l'hydroclade, l'absence d'un dactyloméride au-dessus de l'hydrothèque et la forme des gonanges. Or, on a vu qu'on pouvait trouver un article intermédiaire entre deux articles hydrothécaux chez le *P. echinulata* ; de plus, comme il n'existe pas de dactylothèque suprahydrothécale, si l'animal n'est pas bien fixé, si le cœnosarque est en partie détruit, il est difficile de reconnaître que derrière et au-dessus de l'hydrothèque, il existait ou non un dactyloméride, et alors on peut conclure, par un examen à de faibles grossissements, à l'absence de dactyloméride ; c'est peut-être ce qui est arrivé pour Hincks lorsqu'il a établi son espèce *P. similis*.

Ce serait là un point à élucider en examinant de nouveau les types de Hincks, ce que je n'ai pu faire. Ajoutons aussi que la forme des gonanges varie beaucoup dans les variétés que j'ai étudiées et que ceux-ci ne sont pas toujours munis d'épines mais sont parfois divisés en lobes irréguliers. Un autre caractère du *P. similis* serait le calibre régulier des articles de l'hydrocaule qui sont atténués vers le bas chez le *P. echinulata*; or, ce caractère n'est pas très important et on le rencontre chez le *P. echinulata* var. *pinnatoïdes*.

Époque de reproduction. — Mai à juillet.

Bétencourt ['88] a trouvé cette espèce à l'état de reproduction de juillet en novembre, dans le Pas-de-Calais.

Lieu de récolte. — Sur les pierres, le *Chorda filum*, le *Zostera marina*, le *Cystosira*. Courants des parcs, anciens parcs, bouée de la Dent.

Plumularia pinnata Linné.

Diagnose de Hincks : Tige raide, articulée; hydroclades alternes, plusieurs sur chaque entre-nœud; hydrothèques un peu distantes, larges avec un bord entier, séparées par une ligne d'articulation un peu oblique, dactylothèques sessiles, très petites, une au-dessous de chaque calice. Gonothèques formant une double rangée le long de la tige principale, grossièrement ovales ou piriformes et avec de nombreuses saillies épineuses au sommet.

Hydrocaule. — A la base de l'hydrocaule il existe quelques articles dépourvus d'hydroclades. Dans les colonies examinées qui atteignaient 10 à 15 centimètres les hydroclades des 20 à 30 premiers articles étaient cassés au niveau ou immédiatement au-dessus de l'articulation de leur premier article avec le deuxième. Chaque article porte un, deux ou trois hydroclades. Les articles à trois hydroclades sont situés au bas de la tige, rarement dans le haut. Lorsqu'il n'y a qu'un hydroclade, celui-ci peut se détacher tantôt du haut, tantôt du milieu de l'article. La longueur des articles à un seul hydroclade est en moyenne de $0^{mm},75$, celle des articles à deux hydroclades varie de $0^{mm},85$ à $1^{mm},5$ (le plus souvent elle a $1^{mm},4$ environ) ; celle des articles à trois hydroclades atteint $1^{mm},5$. Tous les articles de la tige chez les colonies examinées portaient des hydroclades, sauf dans deux cas où il y avait eu rupture suivie de réparation. On pouvait observer dans l'un la succession suivante : article cassé (au-dessus de l'insertion d'un hydroclade), article de réparation, article supplémentaire ; dans l'autre, il n'y avait pas d'article supplémentaire.

Dans la région inférieure de l'hydrocaule on voit naître un stolon de la section d'un certain nombre d'hydroclades. Les stolons peuvent aussi naître à l'intérieur d'hydrothèques vides (fig. 74, *r.s.h.*) (*stolonisation régénérative.* Voy. p. 33).

Il n'existe ni dactylothèque, ni dactyloméride à l'aisselle de l'hydroclade ; ils ont disparu, mais en laissant des traces de leur existence antérieure. On voit, en effet, aux points

correspondants où se trouvent les dactylotrèmes chez le *P. echinulata*, deux amincissements très marqués du périsarque (fig. 75, *t*).

Hydroclade. — Les hydroclades supportés par une apophyse de la tige débutent en général par un seul article basal. Il n'y a à cette règle que de rares exceptions fournies par un hydroclade transformé en branche et représenté par la figure 77. On y voit les différents hydroclades débuter par trois et même quatre articles basaux. Encore trois de ces hydroclades (*h.c.r.*) montrent-ils qu'il y a eu cassure suivie de réparation, mais ce fait est assez difficile à voir, car l'article de réparation est très petit et n'est bien visible qu'à de forts grossissements. Un de ces hydroclades ne montre même pas d'article basal.

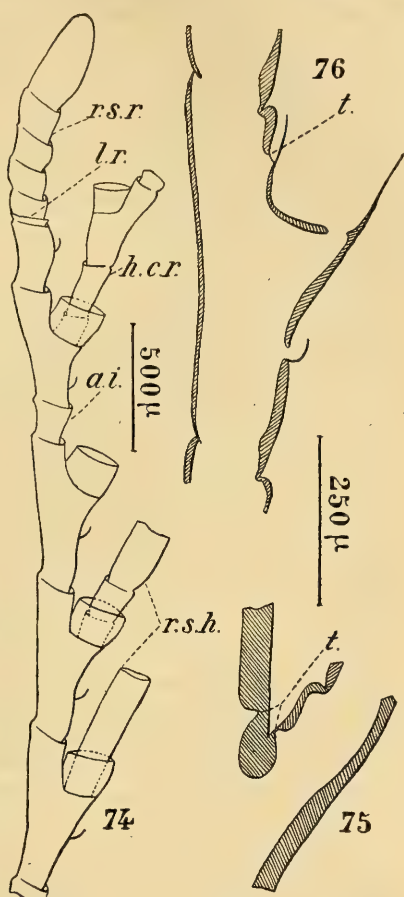


Fig. 74, 75 et 76.

Fig. 74. — *Plumularia pinnata* L. — Partie terminale d'un hydroclade : *a.i.*, article intermédiaire ; *h.c.r.*, hydroclade de régénération ; *r.s.h.*, rameaux stoloniques de régénération nés au fond d'une hydrothèque vide ; *r.s.r.*, rameau stolonique de régénération terminal ; *l.r.*, ligne de rupture. — Fig. 75. Base de l'hydroclade. — Fig. 76. Article hydrothécal : *t.*, trace d'une dactylothèque.

A la base des hydroclades de la tige, on rencontre aussi des cassures suivies de réparations ; les successions observées furent les suivantes : article basal cassé, article de réparation, article supplémentaire ; ou bien article basal, premier article

hydrothécal cassé, article de réparation, article supplémentaire ; dans un troisième cas, j'ai trouvé deux articles supplémentaires et, comme c'était le premier article hydrothécal qui était cassé, il y avait donc cinq articles basaux. Ces irrégularités sont très rares ; ainsi, sur 330 hydroclades observés il n'y a eu que six irrégularités du premier cas, une du second et une du troisième. De même je n'ai observé qu'un hydroclade avec deux articles basaux sans trace de réparation.

Les hydroclades offrent, en général, une succession assez régulière d'articles hydrothécaux sans articles intermédiaires. La longueur des premiers est en moyenne de 500 μ et celle des seconds de 150 μ. Lorsque l'article intermédiaire existe (fig. 74, *a.i.*), la longueur de l'article hydrothécal est diminuée d'autant à sa base. Je n'ai constaté que douze fois la présence d'un article intermédiaire et quatre fois celle de deux. On trouve aussi, assez rarement toutefois, des cassures suivies de réparation. Voici les successions que j'ai constatées avec leur degré de fréquence. 1° Article hydrothécal cassé à la base, article de réparation (six fois) ; 2° article hydrothécal cassé à la base, article de réparation, article supplémentaire (dix-huit fois) ; 3° article hydrothécal cassé à la base, article de réparation, deux articles supplémentaires (sept fois).

Les hydrothèques ne sont pas accolées à l'hydroclade comme le représente la figure donnée par Hincks ['**68**], mais elles en sont séparées dans leur région supérieure et elles ne lui paraissent soudées que lorsqu'on voit les hydroclades de face ou de trois quarts ; mais lorsque ceux-ci se présentent de côté on voit que l'hydrothèque est nettement détachée de l'hydroclade (fig. 76) et même dans certains cas portée par une courte apophyse, comme il est représenté dans la figure 77 pour les deux hydrothèques inférieures.

La dactylothèque médiane inférieure est très petite et en forme de gouttière comme chez le *P. echinulata*. Je n'ai jamais observé ni dactyloméride, ni dactylothèque supra-

hydrothécaux, mais au point où l'hydrothèque se détache en arrière de l'article qui la supporte, on peut voir à un fort grossissement un amincissement du périsarque (fig. 76, *t.*) représentant la trace de la dactylothèque suprahydrothécale disparue (1).

J'ai observé dix cas de ramification de l'hydroclade ; dans six de ceux-ci l'hydroclade secondaire supporté par une courte apophyse, réduit à un petit nombre d'articles et débutant par un article basal, partait du fond de l'hydrothèque (fig. 74, *h.c.r.*). Ces cas peuvent être considérés comme des régénérations. Dans les quatre autres cas observés, l'hydroclade secondaire naissait au-dessous de l'hydrothèque.

Un autre mode de ramification résulte de la transformation d'un hydroclade en branche comparable à la tige elle-même, c'est-à-dire formé d'articles porteurs d'un ou plusieurs hydroclades. Dans ces hydroclades ainsi transformés, après un nombre variable d'articles hydrothécaux, on trouve un nombre variable d'articles successifs ne portant rien (de deux à quatre), puis viennent les articles à

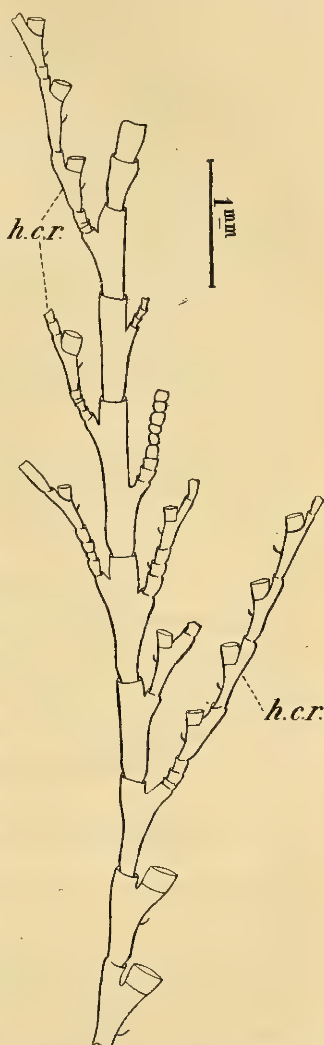


Fig. 77. — *Plumularia pinnata* L. — Extrémité d'hydroclade transformé en branche : *h.c.r.*, hydroclades de régénération.

(1) Schneider ['97] signale, dans l'espèce qu'il a étudiée, deux dactylomérides nus à la base de l'hydroclade et un également nu immédiatement au-dessus de l'hydrothèque. D'après ce que j'ai montré plus haut, cette espèce doit donc être attribuée au *P. echinulata* et non au *P. pinnata*.

hydroclades dont le nombre a toujours été très faible (un à trois) ; parfois ceux-ci ne se suivent pas régulièrement et entre deux successifs on peut compter deux articles intermédiaires. La branche secondaire se termine en général par un ou plusieurs articles qui ne portent rien. Sept hydroclades m'ont montré cette transformation en branche ; le cas le plus net est celui de la figure 77. L'hydroclade comptait dix-huit articles hydrothécaux ; il se continuait directement sans article intermédiaire par six articles porteurs d'hydroclades et se terminait par deux articles ne portant rien. Dans cinq cas enfin, la transformation n'était pas aussi complète, l'hydroclade se terminait par des articles sans hydrothèques ni hydroclades.

Cette transformation est due, dans certains cas, à la cassure de l'hydroclade à son extrémité, cassure suivie de régénération, mais dans d'autres cas on ne voit pas trace de cassure.

On voit en somme que les principaux caractères à ajouter à ceux donnés par Hincks ['68] sont les suivants : présence d'un article basal à l'origine de l'hydroclade ; présence rare d'un ou deux articles intermédiaires entre les articles hydrothécaux de l'hydroclade ; existence d'hydroclades secondaires ; transformation de certains hydroclades en branches.

Époque de reproduction. — Juin.

Lieu de récolte. — Dragage ; rencontré une seule fois.

Plumularia setacea Ellis.

Diagnose de Hincks : Colonies très délicates ; hydrocaule régulièrement articulée ; un hydroclade sur chaque entre-nœud ; hydroclades composés d'articles alternativement longs et courts, les premiers portant les hydrothèques ; deux dactylothèques en arrière du calice, une au-dessous, une sur l'article court, une à l'origine de l'hydroclade et une sur chaque segment de la tige. Gonothèques nées à l'aisselle des hydroclades.

Hydrocaule. — L'hydrocaule débute par un, deux ou trois articles qui ne portent rien et qui sont plus ou moins mar-

qués. Après ces articles basaux viennent les articles hydrocladiaux qui ont quelquefois perdu leur dactylothèque caulinaire. Ils se succèdent assez régulièrement, mais parfois entre deux articles hydrocladiaux vient s'intercaler un article intermédiaire. La présence de ces articles intermédiaires est assez fréquente, car dans une même colonie, sur une cinquantaine d'articles hydrocladiaux, on peut compter jusqu'à cinq articles intermédiaires. Dans une colonie on pouvait voir au sommet les cinq derniers articles hydrocladiaux séparés les uns des autres par un article intermédiaire.

La rupture de l'hydrocaule suivie de régénération est assez rare, car je n'ai trouvé qu'une fois un article cassé suivi d'un article de régénération sur près de 300 articles hydrocladiaux examinés ; cela tient sans doute à la grande flexibilité de l'hydrocaule.

La longueur des articles hydrocladiaux est d'environ 400 μ et atteint rarement 500 μ ; celle des articles intermédiaires ne dépasse pas 200 μ. Lorsqu'il existe un article intermédiaire il est en quelque sorte formé aux dépens de l'article hydrocladial qui le suit, car celui-ci est diminué de la longueur de cet article intermédiaire. L'hydrocaule atteint environ 2^{cm},5 dans les colonies les plus grandes.

Ramification. — L'hydrocaule peut porter des branches, mais rarement. Sur cent quarante colonies examinées, je n'en ai vu que onze avec des ramifications. NUTTING [:00] cite aussi le fait comme rare, mais il ne s'occupe pas de la façon dont prennent naissance ces branches. Pour combler cette lacune, j'ai étudié leur origine et j'ai constaté qu'elle est soumise à des variations intéressantes que je vais indiquer. Cinq de ces branches naissaient à la place d'un hydroclade et débutaient par un seul article basal sans dactylothèque, après lequel venaient les articles hydrocladiaux ; une présentait deux articles basaux au lieu d'un, trois débutaient comme un hydroclade avec un article basal, suivi d'un article

hydrothécal et d'un article intermédiaire, après lequel venaient les articles hydrocladiaux de la branche ; ce fait rappelle ce qui existe chez le *P. halecioïdes* (p. 182); une autre était due à la régénération qui avait suivi la rupture de l'apophyse supportant l'hydroclade ; enfin, la dernière branche observée était due à la régénération consécutive de la mort suivie de la résorption du premier hydranthe, car c'est dans le fond de la première hydrothèque, que cette branche s'insérait ; elle débutait par un article basal.

Hydroclade. — L'hydroclade porté par une apophyse de l'hydrocaule, à l'aisselle de laquelle on trouve une dactylothèque, débute en général par un article basal. Les cas où il manque sont rares ; je n'ai observé ce fait que sept fois sur 250 hydroclades examinés ; parfois il est peu marqué. Il est dépourvu de dactylothèque et est assez court (70 à 90 μ). Encore plus rarement (2 sur 250) il en existe deux ; le deuxième porte une dactylothèque.

Dans la région inférieure de la colonie, certains hydroclades ont été cassés et la cassure a été suivie de régénération. On trouve alors comme chez le *P. halecioïdes* plusieurs articles basaux ; sur les 250 hydroclades examinés je n'ai observé que six cas de ce genre et l'on en trouvait quatre, avec la succession suivante : article basal, article hydrothécal cassé au-dessous de l'hydrothèque, article de réparation ; dans les deux autres cas, il existait après l'article de réparation un article supplémentaire.

Les hydroclades montrent une succession assez régulière d'articles hydrothécaux et d'articles intermédiaires ; les premiers ont une longueur moyenne de 370 μ et les seconds de 200 μ. Les articles intermédiaires ne portent pas tous une dactylothèque, mais il est difficile de dire si elle manque réellement, c'est-à-dire si elle ne s'est pas développée ou bien si elle a été arrachée. On trouve fréquemment deux articles intermédiaires séparant deux articles hydrothécaux sans qu'il paraisse y avoir eu régénération. Ce fait s'est présenté

45 fois sur les 250 hydroclades examinés. Le plus souvent (21 fois) ces deux articles intermédiaires ne portent pas de dactylothèques ou bien (20 fois) en montrent sur le deuxième ; plus rarement (3 fois) il y en a sur le premier ou bien (1 fois) il en existe sur les deux. On doit faire la même restriction que ci-dessus à propos de l'absence des dactylothèques.

Je n'ai observé que sept cas de régénération véritable et c'était, soit un article intermédiaire, soit un article hydrothécal, qui était cassé. Comme dans les autres espèces de Plumulaires, après l'article cassé, vient un article de réparation suivi ou non d'un article supplémentaire. Dans un cas j'ai noté trois articles supplémentaires.

Enfin, parfois entre deux articles hydrothécaux il n'existe pas d'article intermédiaire, ou bien il est à peine indiqué. Lorsque l'article intermédiaire manque, la partie supérieure de l'article hydrothécal est plus allongée (fig. 78, *a.h.*). C'est le contraire de ce qui existe chez le *P. halecioïdes*. Ces faits sont assez rares et je ne les ai rencontrés que neuf fois.

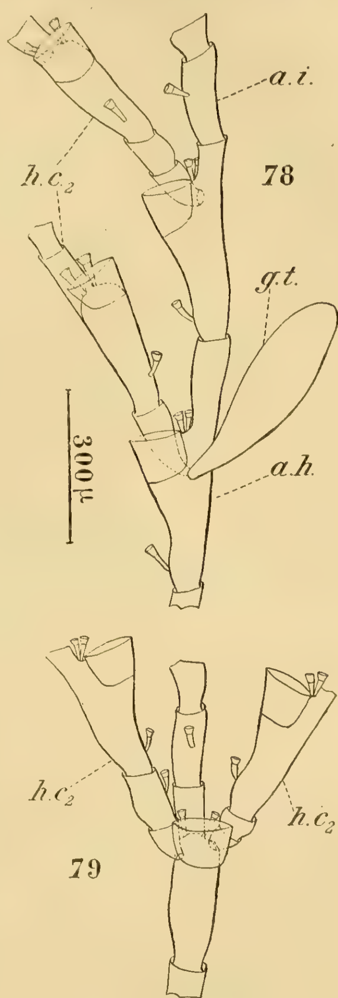


Fig. 78 et 79. — *Plumularia setacea.* — Ramification de l'hydroclade : *a.h.*, article hydrothécal ; *a.i.*, article intermédiaire ; *g.t.*, gonothèque ; $h.c_2$, hydroclades secondaires.

Hydroclades secondaires. — Ce qu'il y a de plus intéressant et ce qui n'a pas encore été signalé, du moins à ma con-

naissance, c'est la présence d'hydroclades secondaires et même tertiaires. Ce fait est cependant assez rare ; le plus beau développement d'hydroclades secondaires m'a été donné par une colonie qui sur 50 hydroclades en montrait 28 avec des hydroclades secondaires et tertiaires. Très rarement l'apophyse donne insertion à un ou deux hydroclades secondaires ; le plus souvent c'est sur les côtés des articles hydrothécaux au niveau de l'hydrothèque, mais un peu en arrière, que naissent les hydroclades secondaires ; il peut y en avoir un ou deux à ce niveau, comme le montrent les figures 78 et 79.

Le plus souvent l'hydroclade secondaire débute par deux articles basaux généralement sans dactylothèque ; parfois cependant le deuxième article basal porte une dactylothèque ; parfois aussi on trouve trois articles basaux sans dactylothèque ou avec une dactylothèque sur le troisième article ; plus rarement on trouve une dactylothèque sur le deuxième article. Comme pour les hydroclades primaires, les articles intermédiaires des hydroclades secondaires portent ou non une dactylothèque, et la remarque faite ci-dessus s'applique aux cas où il n'existe pas de dactylothèque. On rencontre aussi parfois deux articles intermédiaires successifs ; la proportion des hydrocladessecondaires affectés de cette variation est à peu près la même que celle des hydroclades primaires, car j'ai compté 22 cas de ce genre sur 127 hydroclades ; dans 12 cas les deux articles intermédiaires étaient dépourvus de dactylothèque, dans 9 le deuxième seul portait une dactylothèque, et dans un cas unique la dactylothèque se trouvait sur le premier article. Enfin dans un autre cas il existait trois articles intermédiaires sans dactylothèque.

Gonosome. — En général, les gonothèques sont portées par l'apophyse et il peut y en avoir une ou deux ; mais on rencontre assez souvent des gonothèques qui s'insèrent sur l'hydroclade aux mêmes endroits que les hydroclades secondaires ; il peut y en avoir une ou deux se détachant au

même niveau. Quelquefois d'un côté se trouve un hydroclade et de l'autre une gonothèque (fig. 78, *g.t.*). Enfin les gonothèques peuvent naître aussi au-dessous de l'hydrothèque.

En résumé, on voit donc qu'on doit ajouter aux caractéristiques données par HINCKS ['**68**] les particularités suivantes : la présence d'articles intermédiaires entre les articles hydrocladiaux de l'hydrocaule, la ramification occasionnelle de cet hydrocaule, l'absence possible de dactylothèque sur les articles intermédiaires, la présence assez fréquente de deux articles intermédiaires avec ou sans dactylothèques et plus rarement l'absence de tout article intermédiaire ; la présence d'hydroclades secondaires nés sur les côtés de l'hydrothèque et débutant par un nombre variable d'articles basaux avec ou sans dactylothèques, et enfin la présence de gonothèques sur les hydroclades.

Époque de reproduction. — Juin et juillet.

D'après BÉTENCOURT ['**88**], dans le Boulonnais cette espèce se montre à l'état de reproduction toute l'année. HARTLAUB ['**94**] l'a trouvée avec des gonothèques en août.

Lieu de récolte. — Dragages, sur l'*Antennularia ramosa.*

Antennularia antennina Linné.

DIAGNOSE DE HINCKS. — Colonies groupées en bouquets, simples ou ramifiées et naissant d'un lacis spongieux de stolons ; hydroclades verticillés, divisés en entre-nœuds (articles) alternativement longs et petits, les premiers portant les hydrothèques petites, campanulées, avec un bord entier; dactylothèques coniques en forme de coupe, une paire immédiatement au-dessus de chaque hydrothèque, une seule au-dessous et une sur l'article intermédiaire ; deux (une de chaque côté) à la base de chaque hydroclade. Gonothèques insérées à l'aisselle de chaque hydroclade, ovales, courtement pédonculées avec une ouverture circulaire subterminale tournée du côté de la tige.

Hydrocaule. — Les verticilles portés par l'hydrocaule comptent un nombre variable d'hydroclades. DRIESCH ['**91**] a observé, en effet, 2, 3, 4, 5, 6, 7 ou 8 hydroclades par verticille ; j'ai retrouvé cette variabilité dans le nombre des hydroclades d'un verticille, et sur une même colonie il y

avait 5, 6, 7 ou 8 hydroclades par verticille. Ceux-ci étaient situés sur un même plan, contrairement à l'opinion de HAMANN ['**82**]. Cet auteur indique, en effet, la présence de six hydroclades par verticille, mais trois sont insérés sur un même plan et les trois autres sur un plan supérieur en alternance avec les premiers.

DRIESCH ['**91**] signale deux dactylothèques entre deux hydroclades de deux verticilles superposés et il en a vu jusqu'à trois. Je n'ai vu de dactylothèques sur l'hydrocaule qu'immédiatement au-dessous de l'apophyse (fig. 80, *d.t.*), et encore parfois l'orifice par où sortait le dactyloméride avait-il été bouché par une nouvelle sécrétion de chitine après la chute de la dactylothèque (fig. 81, *t'*).

Le nombre de dactylothèques apophysaires est très variable. Il en existe assez rarement une paire ; j'ai observé ce nombre chez trois exemplaires jeunes, dont la taille n'était que de 2 à 5 millimètres et dont la ramification se faisait suivant le mode penné (*stade plumularoïde* de Driesch ['**91**]) ; je l'ai observé aussi quelquefois sur des hydrodèmes âgés. Le plus souvent on compte deux paires de dactylomérides, même dès le stade plumularoïde ; fréquemment, en outre de ces deux paires, on trouve une dactylothèque médiane située distalement (je ne l'ai vue qu'une fois placée entre les deux paires de dactylothèques). Il arrive fréquemment qu'on n'aperçoive que les traces de ces dactylothèques, soit sous la forme de perforation du périsarque (fig. 82, *t.*), soit sous la forme d'un petit cul-de-sac (fig. 82, *t'.*). DRIESCH, qui signale comme fréquente la présence d'une paire de dactylothèques suivie de deux ou trois dactylothèques placées latéralement, a peut-être commis une erreur et n'a pas vu les traces des absentes.

La présence d'une hydrothèque sur l'apophyse à son extrémité distale est assez fréquente, contrairement aux observations de DRIESCH qui cite ce fait comme rare. J'ai rencontré cette particularité sur un certain nombre d'hydrocaules prises absolument au hasard dans un bouquet d'hydrodèmes ; la plupart des apophyses dans la partie supérieure de l'hydro-

caule présentaient une hydrothèque (fig. 83); cependant on observait dans un même verticille la coexistence d'apophyses sans hydrothèque et à hydrothèque. Dans le cas où l'apophyse possède une hydrothèque elle est plus longue; le nombre des dactylothèques est généralement de trois paires, plus une impaire distale; l'impaire manque parfois; on peut aussi trouver les mêmes nombres de dactylothèques que sur les apophyses sans hydrothèque.

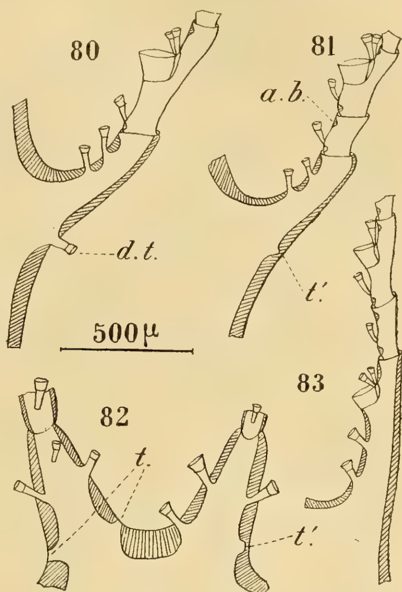


Fig. 80, 81, 82 et 83. — *Antennularia antennina* L. — Apophyses et bases de différents hydroclades: *a.b.*, article basal; *d.t.*, dactylothèque caulinaire; *t.*, *t'.*, traces de dactylothèques.

Hydroclade. — L'hydroclade débute soit par un article hydrothécal (fig. 80) (Driesch ['**91**] admet ce cas comme le plus fréquent), soit par un article basal pourvu d'une dactylothèque (fig. 81, *a.b.*). Ce dernier cas me paraît aussi fréquent que l'autre et pour certains hydrodèmes plus fréquent. Dans d'autres hydrodèmes, c'est le premier qui domine dans le bas et le second dans le haut; cependant les deux dispositions peuvent coexister dans le même verticille, surtout dans la région moyenne de l'hydrodème. Lorsque l'apophyse porte une hydrothèque j'ai toujours constaté la présence d'un article basal. Cet article basal a une longueur moyenne de 190 μ.

Ces dispositions normales peuvent être troublées par suite de cassures suivies de régénération (1). Parfois l'apophyse

(1) Les ruptures peuvent être dues à des chocs ou provoquées par les Éolidiens et en particulier par différentes espèces du genre *Doto*, qui broutent pour ainsi dire les Antennulaires.

était cassée, parfois la cassure intéressait l'article basal; dans les deux cas l'article cassé était suivi d'un article de réparation et d'un article supplémentaire, ce dernier pourvu d'une dactylothèque. J'ai rencontré le premier cas quatre fois et le second trois fois, sur 103 hydroclades examinés, et encore était-ce dans la région inférieure de la colonie. Dans un autre cas, observé une seule fois, on trouvait la succession suivante : apophyse cassée, article de réparation, article supplémentaire avec dactylothèque, article cassé, nouvel article de réparation, article supplémentaire pourvu d'une dactylothèque, ce qui fait en tout cinq articles basaux.

La succession des articles hydrothécaux et des articles intermédiaires est très régulière. Rarement on trouve deux articles intermédiaires avec dactylothèque. Dans une première série d'observations, sur 80 hydroclades examinés, je n'ai trouvé cette disposition qu'une fois, dans une seconde je l'ai rencontrée deux fois sur 103 hydroclades. Plus souvent il existe des ruptures suivies de régénération ; dans la première série d'observations je n'avais rencontré que sept successions anormales; dans la seconde, j'en ai compté trente-quatre. Deux cas peuvent se présenter : ou bien la cassure affecte un article intermédiaire, ou bien elle intéresse un article hydrothécal.

Dans le premier cas, le plus souvent (11 fois) l'article de réparation (fig. 84, *a.r.*) était suivi d'un article supplémentaire (*a.s.*) avec une dactylothèque; et si la ligne de rupture (*l.r.*) est peu visible, ce qui arrive très souvent, on a l'apparence de deux articles intermédiaires; rarement l'article supplémentaire manque de dactylothèque ou n'existe pas (deux fois pour chaque cas).

Lorsque c'est l'article hydrothécal qui est cassé, la cassure peut être située au-dessus ou au-dessous de l'hydrothèque. Dans le premier cas, le plus souvent (dix fois), à l'article de réparation (fig. 85, *a.r.*) faisaient suite deux articles supplémentaires (*a.s.*)munis chacun d'une dactylothèque, fréquemment (sept fois) il n'y avait qu'un article supplémentaire et

rarement (une fois) il manquait. Enfin je n'ai trouvé que deux fois l'article hydrothécal cassé au-dessous de l'hydrothèque, mais ayant conservé sa dactylothèque médiane inférieure. Une des successions montrait un article de réparation et un article supplémentaire avec une dactylothèque, tandis que dans l'autre ce dernier article manquait. Dans le premier cas, en faisant abstraction de l'article de réparation, on avait l'apparence de trois articles intermédiaires et dans le second de deux.

Il est possible que la succession de deux articles intermédiaires, signalée comme rare par Driesch ['91] et par Bedot [:00], soit due à une régénération que ces auteurs n'ont pas remarquée.

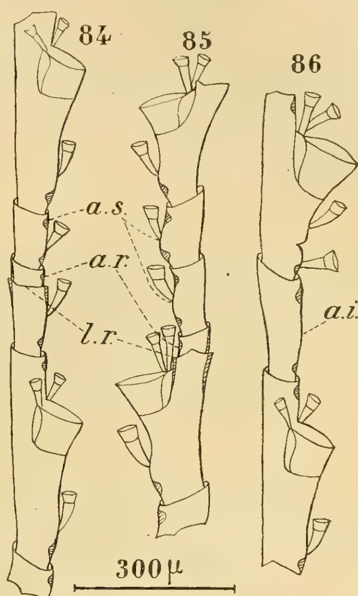


Fig. 84, 85 et 86. — *Antennularia antennina* L. — Parties d'hydroclades : *a.i.*, article intermédiaire ; *a.r.*, article de réparation ; *a.s.*, article supplémentaire ; *l.r.*, ligne de rupture.

On rencontre parfois des articles intermédiaires qui ne présentent pas de dactylothèque, et il est difficile de voir si elle est tombée ou si elle ne s'est pas formée. Enfin, je signale comme irrégularité rencontrée une fois seulement la présence de deux dactylothèques médianes superposées au-dessous de l'hydrothèque ; l'article intermédiaire précédent (fig. 86, *a.i.*) n'en présentait aucune.

La longueur des articles hydrothécaux est en moyenne de 330 μ. Le premier est en général un peu plus petit. La longueur des articles intermédiaires est de 175 μ (1) et celle des

(1) A la suite de mesures plus exactes les chiffres que j'ai donnés dans une note [:01] ont été rectifiés pour l'*Antennularia antennina* ainsi que pour l'*A. Perrieri* et leurs variétés.

articles basaux de 125 μ. Ces différents articles s'emboîtent légèrement les uns dans les autres. Ils présentent deux bourrelets de périsarque, l'un à la partie inférieure, l'autre à la partie supérieure de l'article.

Les gonothèques s'insèrent entre les deux premières dactylothèques apophysaires ; il en existe une ou deux. Elles sont tronquées au sommet et la paroi formant la troncature se soulève à ce sommet en une sorte de clapet, au moment de la maturité.

En résumé, l'espèce de Saint-Vaast montre des variations peu étendues qui consistent dans la variabilité du nombre des hydroclades d'un même verticille et des dactylothèques apophysaires ; la présence ou l'absence d'un article basal et l'existence d'une hydrothèque sur l'apophyse.

M. E. Perrier ayant mis à ma disposition les Hydroïdes du *Travailleur* et du *Talisman*, j'ai pu examiner les Antennulaires que cette collection renferme, et celles-ci sont intéressantes car elles établissent le passage entre l'*A. antennina* et une espèce nouvelle, l'*A. Perrieri* que j'ai été amené à établir [:01]. Je vais donc faire une étude rapide de ces différentes formes.

Antennularia antennina var. *longua*. — L'une de ces Antennulaires provenant de l'expédition du *Travailleur* (dragage 34 ; 35°42′ lat. N., 8°40′ long. O. ; profondeur 112 mètres ; sable, gravier ; 29 juillet 1882) diffère très peu de l'*A. antennina* de nos côtes. Elle est plus petite (8 à 10 centimètres) et plus grêle ; l'hydrocaule porte une dactylothèque au-dessus et un peu en dehors de l'origine de l'apophyse. Mais le trait caractéristique de cette variété c'est la longueur des articles qui atteignent en moyenne 490 μ pour les articles hydrothécaux et 235 μ pour les intermédiaires. Le premier article hydrothécal est un peu plus court (420 μ) lorsqu'il est précédé d'un article basal dont la longueur est de 160 μ. C'est la partie située au-dessus de l'hydrothèque

qui est plus longue que chez la forme de nos côtes. De plus, dans la région supérieure de l'hydrocaule, la dactylothèque de l'article intermédiaire n'a plus la situation fixe vers la base de l'article, qu'elle occupe toujours chez l'*A. antennina* de nos côtes ; elle se détache fréquemment de la moitié, du tiers ou du quart supérieur de la longueur de l'article ; elle peut aussi manquer totalement. Je propose d'appeler cette variété *A. antennina* var. *longua*, en raison de la longueur de ses articles.

Antennularia Perrieri n. sp. — Dans l'*A. Perrieri* (Expédition du *Travailleur*. Dragage 47) (1) tous les articles intermédiaires sont munis de deux dactylothèques, sans exception pour ainsi dire, car une fois seulement sur un nombre considérable d'hydroclades examinés, au lieu d'un article intermédiaire, j'ai trouvé deux articles intermédiaires avec chacun une dactylothèque entre deux articles hydrothécaux (2). L'une des dactylothèques est fixée au quart inférieur, l'autre au tiers supérieur de la longueur de l'article intermédiaire. La longueur de l'article basal est en moyenne de 227 μ ; la longueur des articles intermédiaires diffère peu de celle des articles hydrothécaux ; elle est de 370 μ pour les premiers contre 385 μ pour les seconds ; le premier article hydrothécal est un peu plus court (375 μ).

A. Perrieri var. *antennoïdes*. — L'*A. Perrieri* se rattache à l'*A. antennina* par deux formes dont je fais une unique variété, *A. Perrieri* var. *antennoïdes* ; elles sont caractérisées par la présence fréquente de deux dactylothèques sur

(1) Il y a discordance entre la feuille des dragages de l'expédition et l'étiquette du bocal ; cette dernière porte comme date du dragage le 8 août 1882, et comme profondeur 100 mètres, tandis que la première indique le 4 août pour le dragage 47 ; une profondeur de 80 mètres, un fond rocheux et sableux. Lat. 28° 28′ 30″, long. O. 18° 32′.

(2) L'*A. irregularis* de Quelch ['**85**], qui possède également des articles intermédiaires à deux dactylothèques, se rapproche de l'*A. Perrieri*, mais en diffère par la présence fréquente, d'après le dessin de l'auteur, de deux articles intermédiaires avec chacun une dactylothèque.

certains articles intermédiaires, tandis que d'autres n'en ont qu'une, comme chez l'*A. antennina*, ce qui justifie le nom que je donne à cette variété ; on en trouve même qui n'en portent pas. L'une de ces formes fut draguée dans l'expédition du *Talisman* (dragage 23; au large du cap Blanc, 33°16′ lat. N., 11°13′ long. O.; profondeur 120 mètres; roches, coquilles; 15 juin 1883); l'autre fut recueillie dans l'expédition du *Travailleur* (dragage 47) (1).

La première se rapproche beaucoup par sa taille et sa gracilité de la variété à longs articles; les articles hydrothécaux sont cependant un peu plus courts (450 μ), tandis que les intermédiaires sont plus longs (340 μ). Les premiers articles hydrothécaux précédés d'un article basal sont plus courts que les autres (395 μ). L'article basal a une longueur de 166 μ en moyenne.

Ce qu'il y a de caractéristique, c'est que la majorité des articles intermédiaires (70 p. 100) présentent deux dactylothèques, tandis que 23 p. 100 n'en possèdent qu'une, et j'en ai compté 7 p. 100 n'en ayant aucune. Les articles intermédiaires à une seule dactylothèque se trouvent à différentes hauteurs le long de l'hydroclade ; mais ceux qui en sont totalement dépourvus occupent seulement l'extrémité distale où l'on rencontre aussi des hydrothèques rudimentaires ou atrophiées. J'ai observé un grand nombre d'hydroclades ayant cinq, six et sept articles intermédiaires, tous pourvus de deux dactylothèques. Comme dans la variété à longs articles, mais plus fréquemment, la dactylothèque unique de certains des articles intermédiaires supérieurs s'insère à la moitié, au tiers ou au quart supérieur de la longueur de l'article.

Le nombre des hydroclades par verticille varie de trois à quatre sur le même hydrocaule et celui-ci offre des dactylothèques dont la position est la même que chez la variété à longs articles.

(1) Je fais la même observation que plus haut à propos de ce dragage.

Dans la variété à deux dactylothèques du *Travailleur*, la longueur des hydrocaules atteint celle des hydrocaules de l'*A. antennina* de nos côtes. La longueur moyenne des articles est à peu près la même que dans la variété précédente. L'article basal (1) mesure 175 μ, le premier article hydrothécal 450 μ, les autres articles hydrothécaux 460 μ et les articles intermédiaires 350 μ.

Les articles intermédiaires à une seule dactylothèque sont plus nombreux ; il y en a environ 35 p. 100. Très souvent le premier et quelquefois le deuxième et le troisième n'offrent qu'une dactylothèque. Je n'ai pas observé d'article intermédiaire sans dactylothèque. Les remarques faites pour l'*A. antennina* var. *longua* et la variété *antennoïdes* du *Talisman*, au sujet de la position de la dactylothèque unique de certains des articles supérieurs, s'appliquent aussi à cette variété.

La tige porte des dactylothèques disséminées ; le nombre des hydroclades par verticille varie de trois à cinq.

J'ajouterai que ces différentes variétés et l'*A. Perrieri* présentent les mêmes variations que l'espèce de Saint-Vaast au point de vue du nombre des dactylothèques apophysaires, de la présence ou de l'absence d'article basal, mais je n'ai jamais vu l'apophyse porter une hydrothèque. Enfin on peut aussi observer des cassures suivies de régénération où l'article de réparation est ou non suivi d'un article supplémentaire.

CONCLUSIONS

Cette étude des variations chez ces Antennulaires m'a conduit à établir une espèce et deux variétés nouvelles. L'espèce nouvelle est l'*A. Perrieri*, caractérisée par la présence constante de deux dactylothèques par article intermédiaire ; l'une des variétés est la variété *longua* que j'ai rattachée à l'*A. antennina*, car elle n'a jamais plus d'une dactylothèque par article inter-

(1) Une fois j'en ai rencontré deux.

médiaire ; l'autre est la variété *antennoïdes* que j'ai rapprochée de l'*A. Perrieri* parce que certains de ses articles intermédiaires possèdent deux dactylothèques. Ces deux variétés établissent le passage entre l'*A. Perrieri* et l'*A. antennina* de nos côtes.

Il est possible que beaucoup d'Antennulaires décrites comme espèces spéciales ne soient que des variétés de l'*A. antennina.* C'est d'ailleurs l'opinion de Bedot [**:00**]. En particulier l'*A. pinnata* de Nutting [**:00**] n'est pour moi qu'une simple variété ; la seule différence consiste dans la disposition des hydroclades qui, chez cette dernière, peuvent être alternes, disséminés ou insérés d'après le mode penné, suivant l'âge ou la partie de la colonie examinée ; mais ces caractères sont ceux d'une jeune colonie et la faible taille (3 inches) parle en faveur de cette opinion. Par la position de l'hydrothèque au mieu de l'article qui la porte cette espèce se rapproche de la variété à longs articles que j'ai étudiée. L'*A. octoseriata* de Jäderholm [**'95**] n'est aussi qu'une simple variété ; cette espèce est uniquement basée, en effet, sur le nombre des hydroclades qui, d'après l'auteur, sont disposés en huit séries longitudinales.

D'après ces considérations on peut élargir le cadre des caractères de l'*Antennularia antennina* et ajouter les suivants à ceux donnés par Hincks [**'68**] : Verticilles comportant un nombre variable d'hydroclades ; hydroclades supportés par des apophyses présentant ou non une hydrothèque ; dactylothèques apophysaires en nombre variable (une paire, deux paires plus une impaire, trois paires, trois paires plus une impaire) ; hydroclades débutant soit par un article basal avec une dactylothèque, soit directement par un article hydrothécal ; un article intermédiaire (rarement deux) entre deux articles hydrothécaux, pourvu ou non d'une dactylothèque.

Époque de reproduction. — Juillet, août.

Lieu de récolte. — Commun dans les dragages.

Antennularia ramosa Lamark.

Diagnose de Hincks. — Colonies irrégulièrement ramifiées, naissant d'une masse de stolons fibreux ; hydrocaule épaisse ; hydroclades longs, effilés, renflés à la base, disposés en verticilles très serrés, formés d'entre-nœuds (articles) d'égale longueur ; hydrothèques petites campanulées ; le même nombre et le même arrangement de dactylothèques que dans la précédente espèce (*A. antennina*), sauf que dans la partie basale il en existe souvent six et qu'on en rencontre une sur l'hydrocaule un peu au-dessus de l'origine des hydroclades.

Hydrocaule. — Chaque verticille compte un nombre variable d'hydroclades, ainsi que l'a indiqué Driesch [**'91**]. J'ai observé les nombres 3, 4, 5, encore les différents hydroclades ne se détachent-ils pas exactement au même niveau. Je n'ai pas remarqué la disposition régulière indiquée par Hamann [**'82**] de deux branches insérées sur un plan, alternant avec deux branches insérées sur un autre plan. J'ai trouvé une à deux dactylothèques caulinaires entre deux hydroclades superposés. Le nombre des dactylothèques apophysaires m'a montré des variations très étendues et différentes de celles observées par Driesch [**'91**]. Le plus souvent il en existait deux paires plus une impaire distale (vingt fois sur quarante-trois) ; les cas de deux paires, de trois paires, de trois paires plus une impaire furent réalisés chacun six fois ; une fois j'ai trouvé deux paires plus deux impaires distales, ou bien une paire plus deux impaires, ou encore deux paires plus une impaire intermédiaire, et enfin deux fois il s'en trouvait une paire plus une impaire. Les dactylothèques de chaque paire sont d'autant plus rapprochées qu'on s'éloigne de l'hydrocaule (fig. 87).

Hydroclade. — Dans la majorité des cas l'hydroclade débute directement par un article hydrothécal, très rarement il existe un ou plusieurs articles basaux avec dactylothèque. Sur 155 hydroclades examinés j'en ai rencontré trois avec un article basal muni d'une dactylothèque, un dont l'article basal portait deux dactylothèques, un avec deux articles

basaux ayant chacun une dactylothèque, un avec trois articles basaux, le premier avec une dactylothèque et les deux autres avec deux. Une fois l'apophyse avait été cassée et l'on voyait un article de réparation [fig. 86 *bis*, *ar* (1)] suivi d'un article supplémentaire [*as* (1)] avec une dactylothèque ; l'article supplémentaire peut faire défaut au-dessus de l'article de réparation [*ar* (4)] ; une autre fois c'était le premier article hydrothécal qui avait été cassé ; l'article de réparation était aussi suivi d'un article supplémentaire avec dactylothèque. On pouvait ainsi compter trois articles basaux. Quelquefois aussi l'article supplémentaire peut manquer.

La succession des articles hydrothécaux de l'hydroclade est loin d'être régulière. En dehors des anomalies dues à des réparations, il existe des variations assez nombreuses. Les deux plus fréquentes consistent 1° dans la présence d'un article intermédiaire avec une dactylothèque [*ai* (1)], l'article hydrothécal précédent étant dépourvu de dactylothèque médiane supérieure ; 2° dans l'absence de dactylothèque médiane supérieure sur l'article hydrothécal, sans qu'il soit suivi d'un article intermédiaire; c'est le cas de l'article hydrothécal situé au-dessous de celui désigné *ah*. Driesch ['**91**] a signalé ces anomalies comme rares (1). Pour me rendre compte de leur degré de fréquence j'ai observé 155 hydroclades provenant tant de la région inférieure que des régions moyenne et supérieure de l'hydrocaule et comptant chacun environ 13 articles hydrothécaux, ce qui fait à peu près 2000 articles hydrothécaux. C'est sur ce chiffre que j'ai établi les proportions qui vont suivre.

J'ai trouvé 104 p. 1000 exemples du premier cas et 177 p. 1000 du second. Encore la présence d'un article intermédiaire était-elle plus fréquente (234 p. 1000) dans la région inférieure de l'hydrocaule où l'on pouvait compter jusqu'à cinq articles intermédiaires sur certains hydroclades ; par contre, l'absence de dactylothèque médiane supérieure est

(1) Bedot [: **00**] a aussi signalé la présence d'un article intermédiaire sans hydrothèque.

plus fréquente (319 p. 1 000) sur les articles hydrothécaux des hydroclades de la région supérieure ; ces hydroclades ne

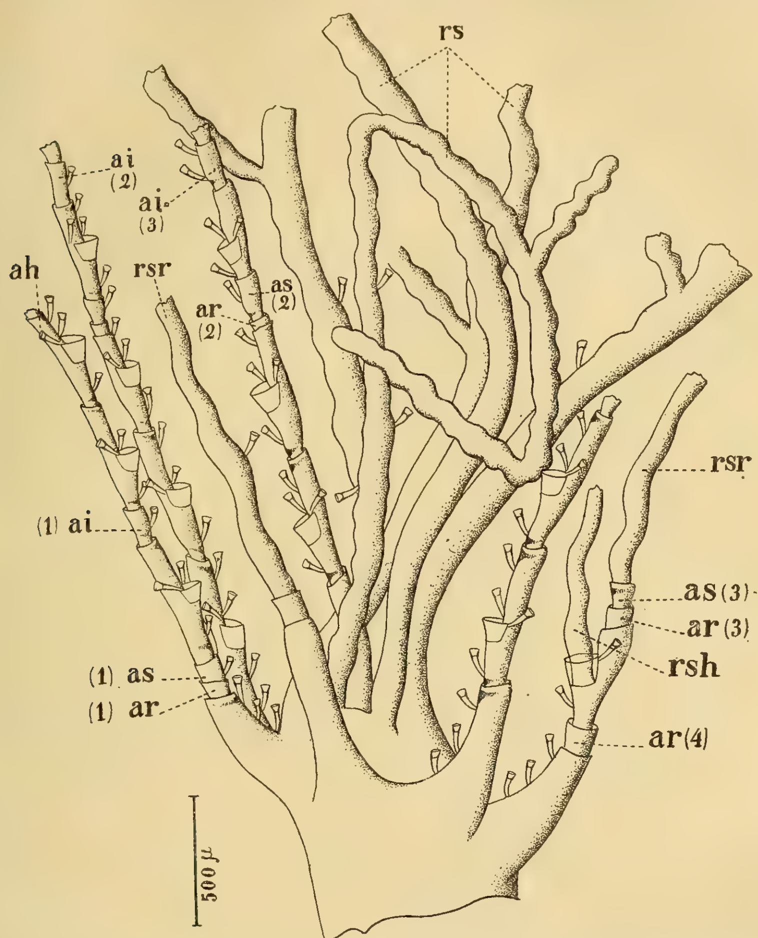


Fig. 86 *bis*. — *Antennularia ramosa* Lamk. Extrémité de colonie montrant des rameaux stoloniques, *rs* ; *rsr*, rameau stolonique de régénération ; *rsh*, rameau stolonique de régénération né au fond d'une hydrothèque vide ; *ah*, article hydrothécal ; *ai*, a. intermédiaire ; *ar*. a. de réparation ; *as*, a. supplémentaire.

présentent parfois qu'un ou deux articles intermédiaires vers leur extrémité distale.

Plus rarement (14 p. 1 000) l'article hydrothécal précédant un article intermédiaire [*ai* (2)] porte une dactylothèque médiane supérieure. Plus rarement encore l'article inter-

médiaire est dépourvu de dactylothèque, soit qu'il existe une médiane supérieure sur l'article précédent (4 p. 1000), soit qu'il n'en existe pas (2 p. 1000). Une fois seulement l'article intermédiaire portait deux dactylothèques [*ai* (3)], une vers chaque extrémité; une autre fois il en existait deux qui se détachaient presque du même point. Dans un cas, il y avait deux articles intermédiaires avec chacun une dactylothèque. Dans un autre, il existait deux articles intermédiaires, le premier avec une dactylothèque, le deuxième avec une paire suivie de deux médianes. Enfin deux fois j'ai observé sur l'article hydrothécal le cas de deux médianes supérieures et deux fois celui de deux médianes inférieures et, dans l'un comme dans l'autre, elles étaient ou légèrement écartées ou tellement rapprochées qu'elles naissaient du même point.

Des anomalies résultent aussi, comme dans les autres espèces étudiées, du fait de cassures suivies de régénération. Le plus souvent c'est un article hydrothécal qui est cassé au-dessus de l'hydrothèque; l'article de réparation [*ar* (2)] est suivi d'un article supplémentaire [*as* (2)] muni (25 fois), ou dépourvu (4 fois) d'une dactylothèque. Parfois cet article supplémentaire manque (8 fois) ou bien il y en a deux (1 fois), le premier seul avec une dactylothèque. L'article hydrothécal peut être cassé au-dessous de l'hydrothèque et la base de l'article reste avec la dactylothèque médiane inférieure; le plus souvent (10 fois), après l'article de réparation, il n'y a pas d'article supplémentaire, ou bien il en existe un avec ou sans dactylothèque (1 fois pour chaque cas). Enfin rarement (2 fois) l'article hydrothécal cassé est précédé d'un article intermédiaire, et si l'on fait abstraction de l'article de réparation souvent peu visible on a l'apparence de deux articles intermédiaires séparant deux articles hydrothécaux. Les réparations sont surtout nombreuses dans la région inférieure de l'hydrocaule.

La longueur des articles hydrothécaux non suivis d'un article intermédiaire est en moyenne de 500 μ, tandis que celle des articles hydrothécaux suivis d'un article intermédiaire

n'est que de 355 μ, celle des articles intermédiaires étant de 135 μ. Ainsi l'article hydrothécal et l'article intermédiaire qui le suit forment à peu près la longueur des premiers articles hydrothécaux; dans la majorité des cas on peut donc considérer que l'article intermédiaire n'est que la partie supérieure d'un de ces articles hydrothécaux.

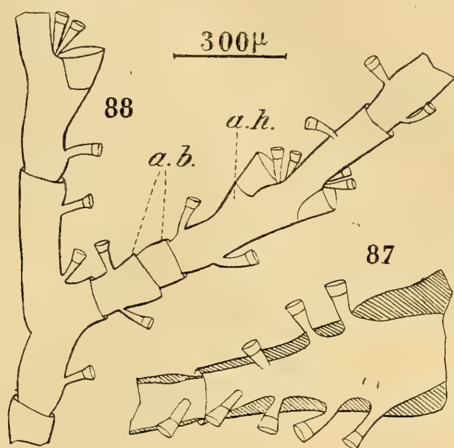


Fig. 87 et 88.

Fig. 87. — *Antennularia ramosa* Lamk. — Apophyse avec trois paires de dactylothèques plus une impaire. — Fig. 88. Hydroclade secondaire né sur un hydroclade primaire : *a.b.*, articles basaux ; *a.h.*, premier article hydrothécal de l'hydroclade secondaire.

Driesch ['**91**] a observé une fois la présence d'un hydroclade secondaire qui s'était développé entre les deux dactylothèques paires de l'apophyse. J'ai également observé une fois la ramification de l'hydroclade, mais l'hydroclade secondaire se détachait d'un article qui suivait le premier article hydrothécal. Cet article (fig. 88) portait une apophyse et présentait une dactylothèque au-dessus et au-dessous et une à l'aisselle de cette apophyse. L'hydroclade débutait par deux articles basaux (*a. b.*) dont le premier avait deux dactylothèques latérales. Le premier article hydrothécal (*a. h.*) était un article monstrueux car il portait deux hydrothèques au-dessous de chacune desquelles il y avait une dactylothèque; le second article hydrothécal ne portait qu'une hydrothèque, mais au-dessous il y avait deux dactylothèques.

Gonosome. — Les gonothèques âgées avaient plutôt la forme d'un cylindre légèrement courbé et tronqué que celle d'une poire, ainsi que que l'indique Hincks ['**68**].

CONCLUSIONS

L'*A. ramosa* que j'ai eu à étudier présente donc de très grandes variations et la présence assez fréquente d'un article intermédiaire muni d'une dactylothèque rapproche cette espèce de l'*A. antennularia*, dont elle se distingue par l'abondance de la ramification, ses hydroclades plus serrés, ainsi que le fait remarquer HINCKS ['**68**] et la forme de ses gonothèques.

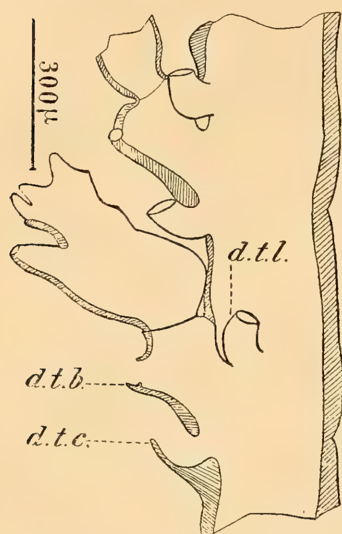


Fig. 89. — *Aglaophenia pluma* L. — Portion d'hydrocaule montrant la base de deux hydroclades : *d.t.b.*, dactylothèque basale ; *d.t.c.*, dactylothèque caulinaire ; *d.t.l.*, dactylothèque latérale.

J'ajouterai donc les caractères principaux suivants à ceux donnés par HINCKS : Verticilles présentant un nombre variable d'hydroclades ; dactylothèques apophysaires variant en nombre et en disposition ; présence d'un article intermédiaire le plus souvent muni d'une dactylothèque ; absence fréquente de la dactylothèque médiane supérieure.

Peut-être pourrait-on rattacher à l'*Antennularia ramosa* l'*A. simplex* Allm., qui en diffère par des caractères peu importants, et aussi l'*A. americana* Nutting. Je pense que cette dernière espèce est plutôt une variété de l'*A. ramosa* que de l'*A. antennina*, contrairement à ce que j'ai avancé antérieurement [: **01**]. Elle montre, en effet, de même que l'*A. ramosa*, des hydroclades dont la partie proximale est formée d'articles hydrothécaux seulement, avec une dactylothèque médiane supérieure et dont la partie distale possède à la fois des articles intermédiaires et des articles hydrothécaux. Cette espèce présente aussi un caractère intéressant :

c'est la présence d'une hydrothèque sur l'apophyse. Elle est un peu ramifiée.

Époque de reproduction. — Mai à août.

Lieu de récolte. — Dragages.

Aglaophenia pluma Linné.

Cette espèce ne m'a pas montré de variations et ses caractères ont été fixés par Hincks ['**68**]. J'ajouterai simplement qu'on peut remarquer à l'insertion de l'hydroclade quatre dactylothèques (fig. 89) ; deux sont latérales (*d.t.l.*) (on n'en voit qu'une sur la figure, l'autre est masquée) et deux sont médianes, l'une caulinaire (*d.t.c.*), l'autre portée par la courte apophyse qui supporte l'hydroclade (*d.t.b.*).

Époque de reproduction. — Mai à juillet.

Lieu de récolte. — Mare d'Ovit et anciens parcs, sur l'*Halidrys siliquosa* et le *Cystosira granulata.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE L'ÉTUDE DES *PLUMULARIIDÆ*

Comme je l'ai montré par cette étude, il existe, outre des variations qu'on peut appeler naturelles et dont je vais tirer parti plus loin, des variations accidentelles. Celles-ci sont dues à des ruptures et, dans presque tous les cas, l'article cassé est suivi d'un *article de reparation* ; parfois on trouve au-dessus un et même deux *articles supplémentaires.*

En mettant à part l'*Aglaophenia pluma* dont les dactylothèques et le gonosome sont particuliers et qui d'ailleurs ne m'a pas montré de variations, on peut partager les espèces que j'ai étudiées en deux groupes : dans l'un, qui comprend les *Plumularia halecoïdes, P. echinulata, P. pinnata,* les dactylothèques sont monothalamiques et très réduites, ou même n'existent pas ; à part les dactylothèques du *P. halecioïdes*, elles sont fixes ; dans l'autre, qui comprend le *P. setacea, Antennularia antennina, A. ramosa* et leurs variétés, les

dactylothèques sont bithalamiques, plus développées et mobiles. Ces deux groupes forment deux séries naturelles et dans chacune on peut démontrer la filiation des espèces, grâce à l'existence de formes de passage très nettes.

Le *P. halecioïdes* représente pour moi le chef de file de la première série ; les autres espèces en dérivent par la réduction de plus en plus grande des dactylothèques et finalement par leur disparition, ainsi que par la suppression des articles intermédiaires. Chez le *P. halecioïdes,* en effet, il existe le plus souvent un article intermédiaire, mais il y a déjà une tendance à sa disparition puisqu'il manque assez fréquemment en se soudant, pour ainsi dire, comme je l'ai indiqué, à l'article hydrothécal suivant. Il n'existe pas de dactylothèque apophysaire, mais cependant il en reste une trace représentée par l'amincissement du périsarque en un point. Du *P. halecioïdes* on passe au *P. echinulata type,* par suppression complète ou à peu près de l'article intermédiaire. Le *P. echinulata* var. *zostericola* qui présente encore de nombreux articles intermédiaires peut être considéré comme une forme de passage. La réduction des dactylothèques se poursuit dans cette espèce ; la dactylothèque médiane n'est plus qu'une sorte de gouttière très petite ; quant aux dactylothèques caulinaires, apophysaires et suprahydrothécales, elles n'existent plus ; le dactyloméride ne sort que par une simple ouverture du périsarque ; cependant chez cette espèce il existe un dactyloméride apophysaire qui a disparu chez le *P. halecioïdes.* Enfin chez le *P. pinnata,* l'article intermédiaire a presque complètement disparu et il n'apparaît plus que très rarement ; en outre, il n'existe plus ni dactyloméride suprahydrothécal, ni dactyloméride caulinaire et apophysaire ; cependant on en trouve encore la trace dans l'amincissement du périsarque. Le *P. echinulata* var. *pinnatoïdes* peut être considéré comme une forme intermédiaire.

Dans la seconde série la réduction suivie de la suppression des articles intermédiaires n'est pas moins nette à constater. La forme primitive d'où l'on peut partir est le *P. secundaria*

Heller, dont les hydroclades s'attachent directement à l'hydrorhize et comprennent des articles intermédiaires à deux dactylothèques en général et des articles hydrothécaux munis d'une dactylothèque médiane inférieure, d'une dactylothèque médiane supérieure, et de deux dactylothèques suprahydrothécales pédonculées. La dactylothèque médiane supérieure est très petite et a été signalée par Marktanner-Turneretscher ['90] et par Bedot [:00]. On trouve ensuite le *P. catharina* Johnston dont les hydroclades peuvent se détacher directement de l'hydrorhize, comme je l'ai constaté, mais qui se ramifie aussi suivant le mode penné ; la réduction s'accuse par la disparition de la dactylothèque médiane supérieure. Les articles intermédiaires, qui parfois ne sont pas très marqués, présentent en général deux dactylothèques ; quelquefois l'une des dactylothèques, l'inférieure ou la supérieure, peut manquer. Rarement il existe deux articles intermédiaires. Les dactylothèques suprahydrothécales sont pédonculées comme chez le *P. secundaria*.

D'une part le *P. catharina* aurait donné le *P. setacea* et d'autre part la série des Antennulaires, mais entre le *P. catharina* et le *P. setacea* il existe une espèce intermédiaire découverte par Hincks ['72] qui l'a nommée *P. cornucopiæ*, en faisant remarquer qu'elle dérive du *P. catharina*. Chez cette espèce le pédondule des dactylothèques suprahydrothécales a disparu et il n'y a plus qu'une dactylothèque sur les articles intermédiaires de l'hydroclade ; il peut cependant y en avoir deux, ainsi que le montre le dessin donné par l'auteur. L'hydrocaule est formée d'articles hydrocladiaux et d'articles intermédiaires ; ce qu'il y a de curieux c'est que les premiers portent une hydrothèque flanquée de deux dactylothèques. Cette particularité est intéressante car elle montre le passage entre les espèces dont les hydroclades sont directement attachés à l'hydrorhize et les espèces ramifiées qui présentent une hydrocaule supportant des hydroclades. L'hydrocaule du *P. cornucopiæ* représente un hydroclade primaire qui détache au niveau de ses hydrothèques et alterna-

tivement des hydroclades secondaires. Dans les autres espèces l'hydroclade primaire devenu l'hydrocaule a perdu ses hydrothèques mais a conservé ses dactylothèques.

A part la forme de la gonothèque, l'absence de dactylothèques à sa base et d'hydrothèques sur les articles hydrocladiaux, le *P. setacea* ressemble au *P. cornucopiæ*. En effet, les dactylothèques suprahydrothécales ne sont pas pédonculées et il n'y a qu'une dactylothèque sur l'article intermédiaire. La présence assez fréquente d'articles intermédiaires alternant avec les articles hydrocladiaux de l'hydrocaule n'a rien qui doive nous étonner, cette particularité étant la règle chez le *P. cornucopiæ*. Enfin, l'existence de deux articles intermédiaires entre les articles hydrothécaux de l'hydroclade peut être considérée comme due à l'existence d'une forme à deux articles intermédiaires dans la lignée ancestrale, et ce ne serait alors qu'un retour atavique. D'ailleurs on retrouve cette même particularité chez le *P. catharina*.

Enfin cette réduction et disparition des dactylothèques et des articles intermédiaires est très nette dans la série des Antennulaires. De l'*A. Perrieri*, où les articles intermédiaires ont deux dactylothèques, comme chez le *P. catharina*, on passe à l'*A. Perrieri* var. *antennoïdes* où l'on assiste à la disparition graduelle d'une des dactylothèques de l'article intermédiaire. La forme du *Travailleur* peut même être considérée comme plus évoluée que la première, car elle présente un pourcentage plus considérable d'articles intermédiaires à une seule dactylothèque ; enfin l'*A. antennina* var. *longua* nous amène directement à l'*A. antennina* de nos côtes. Il est, je crois, intéressant de remarquer chez ces différentes variétés, la variation de position que présente la dactylothèque lorsqu'il n'y en a qu'une sur l'article intermédiaire ; cette variation indique que c'est l'une ou l'autre des deux qui disparaît, puis la position de la dactylothèque unique devient fixe chez l'*A. antennina* de nos côtes. Enfin de l'*A. antennina* on passe à l'*A. ramosa* et la forme que j'ai justement étudiée

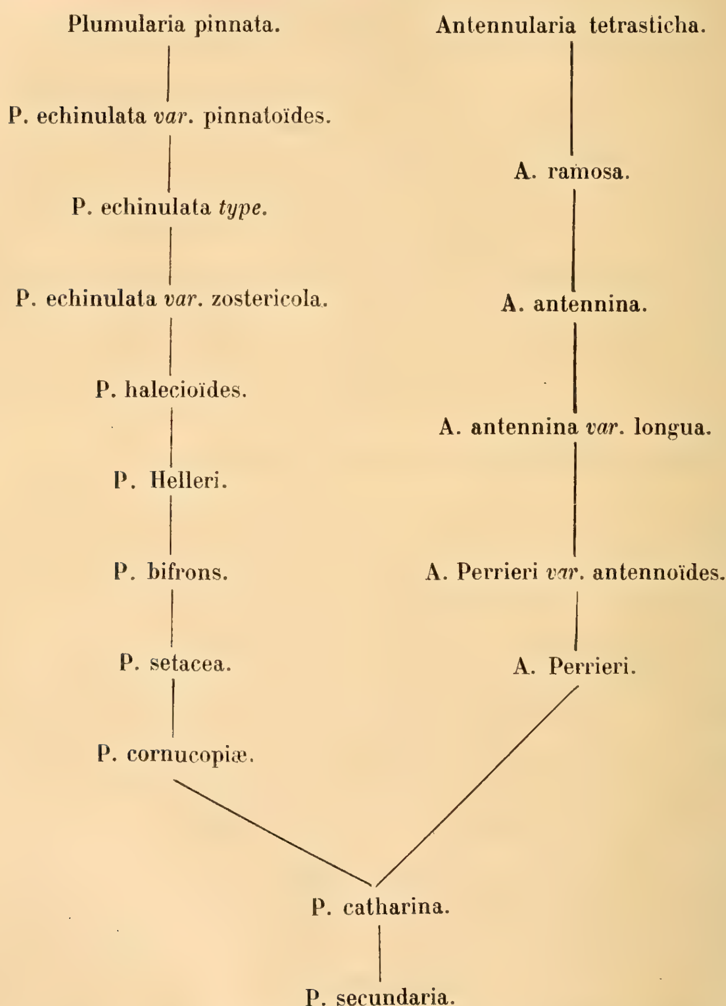
présente un grand nombre de caractères de la première espèce, surtout dans la région inférieure où l'article intermédiaire existe encore, tandis que plus haut il se fusionne avec l'article hydrothécal précédent qui présente alors dans sa région supérieure une dactylothèque médiane. Cette forme même montre des caractères de régression plus accentués, puisque sur beaucoup d'articles hydrothécaux cette dactylothèque médiane supérieure disparaît. Si ce n'était la ramification abondante présentée par cette forme, on pourrait en faire une simple variété de l'*A. antennina*. Ajoutons que l'*A. americana* Nutting doit sans doute être considérée comme une forme de passage entre l'*A. antennina* et l'*A. ramosa* ; on peut même aller plus loin, et de l'*A. ramosa* on passe à l'*A. tetrasticha* par suppression de la dactylothèque médiane supérieure ; mais comme l'a observé DRIESCH [**'91**], on peut encore voir certains articles hydrothécaux posséder cette dactylothèque et même il peut exister, comme un reste ancestral, un article intermédiaire avec une dactylothèque, ainsi que cela existe typiquement chez l'*A. antennina*.

Peut-être notre première série dérive-t-elle aussi de la même forme que la première par une réduction encore plus accentuée des dactylothèques. Les termes intermédiaires seraient alors représentés par deux espèces décrites par HELLER [**'68**], l'une, le *P. bifrons*, qui possède une dactylothèque sur l'article intermédiaire et une seule dactylothèque suprahydrothécale ; l'autre fut appelée *Anisocalix* (*Plumularia*) *setaceus* par HELLER, mais HINCKS [**'72**] a montré que cette dernière espèce n'est pas identique au *P. setacea*, dont elle diffère par l'existence d'une seule dactylothèque suprahydrothécale réduite, comparable à un petit denticule saillant, l'article intermédiaire porte aussi une dactylothèque réduite. Aussi pour cette espèce a-t-il proposé un autre nom, celui de *P. Helleri*.

La plupart des auteurs avec MERESCHKOWSKY [**'82**] admettent que les dactylomérides sont dus à la régression de

certains hydromérides (1) ; cette opinion vient à l'appui de mon hypothèse de la filiation des espèces, basée sur la réduction progressive des dactylomérides et la disparition des articles qui les supportent.

D'après les considérations qui précèdent, on peut donc établir l'arbre généalogique suivant :



(1) Cependant Driesch ['**91**] n'est pas de cet avis et considère les dactylomérides comme de simples organes; Schneider ['**97**] apporte des arguments contre cette opinion.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Chaque chapitre se terminant par des conclusions particulières, je me contenterai de rappeler rapidement les principaux résultats de ce travail.

La *stolonisation* est un mode de multiplication fréquent chez les Hydroïdes ; les *rameaux stoloniques* en se fixant donnent naissance à des stolons sur lesquels se développent de nouvelles colonies ou hydrodèmes. Ces hydrodèmes croissent perpendiculairement au support quelle que soit son orientation dans l'espace (stéréotropisme). Les stolons latéraux naissent surtout de la base ou dans le voisinage de la base des hydrodèmes. L'accroissement de ces stolons est variable avec les espèces mais est en général assez rapide. Le contact n'a pas d'action retardatrice ou accélatrice sur l'accroissement, car les rameaux stoloniques libres, du moins chez l'*Obelia dichotoma*, s'allongent autant que les stolons. toutes choses égales d'ailleurs, cependant ils se ramifient moins.

La *scissiparité secondaire* que j'ai eue seule en vue dans ce travail sert à disséminer l'espèce au moyen de *propagules* simples ou complexes, qui se détachent et entraînées par les courants viennent se coller aux cailloux ou aux autres corps à la surface desquels elles cheminent pendant un certain temps, du moins chez l'*Obelia longissima*, avant de développer de nouvelles colonies. La scissiparité secondaire dérive par tachygenèse de la stolonisation et elle est provoquée par l'action de l'eau courante.

Au point de vue *histologique* les stolons, comme aussi les rameaux jeunes, sont caractérisés par la présence de sphérules vitellines dans les cellules endodermiques, sauf toutefois à l'extrémité même des stolons où souvent les cellules sont

vacuolaires et affectent l'aspect de cellules végétales. Ces sphérules vitellines sont des substances de réserve servant aux développements ultérieurs.

La division des noyaux se fait en général par division directe commençant par celle du karyosome. Il existe un mode particulier de division intermédiaire entre la division directe et la division indirecte ; dans ce mode de division la chromatine se porte à la périphérie du karyosome, puis se concentre aux deux pôles opposés, après quoi se fait la division du karyosome, suivie de celle du noyau.

Il existe chez les Hydroïdes calyptoblastiques des *cellules ectodermiques granuleuses* se déplaçant comme des Amibes; ces cellules, qui peuvent parfois émigrer dans l'endoderme en passant à travers la membrane de soutien, ont une *fonction excrétrice*, car elles sont surtout nombreuses aux points où le métabolisme cellulaire est actif et ne font qu'augmenter dans les parties âgées des hydrodèmes. La nature chimique des granulations n'est toutefois pas déterminée. Ces granulations sont solubles dans l'eau et dans les acides à 1 p. 100, mais insolubles dans les alcalis, l'alcool, l'éther, le chloroforme, le xylol. Elles se colorent fortement par les colorants les plus divers, tant basiques qu'acides.

Chez les *Campanulariidæ*, des segments d'hydrocaule isolés montrent des phénomènes de *régénération*. La nature de la régénération ne dépend pas de l'extrémité où elle apparaît. Il peut se développer à l'extrémité distale une hydrocaule (*homomorphose*) ou un stolon (*hétéromorphose*) et il en est de même à l'extrémité proximale.

La régénération n'est pas non plus influencée par la pesanteur et il peut se développer un stolon à l'extrémité tournée vers le haut, qu'elle soit distale ou proximale, de même qu'il peut apparaître une hydrocaule à l'extrémité tournée vers le bas.

Le contact avec un corps solide (lame de verre) favorise

le développement de stolons et retarde la formation des hydranthes. L'hydrocaule de régénération, du moins chez l'*Obelia dichotoma*, montre une courbure stéréotropique lorsque le segment en expérience est appliqué contre une lame de verre. Cette courbure tend à le placer perpendiculairement au support, et si la lame de verre est verticale l'hydrocaule sera horizontale.

L'*Obelia longissima* se comporte différemment des autres *Campanulariidæ* étudiés (*O. dichotoma*, *O. geniculata*, *Campanularia flexuosa*), en ce sens qu'il ne se développe pour ainsi dire jamais de stolons de régénération, mais uniquement des hydrocaules; or, il est à remarquer que cette espèce est essentiellement scissipare, tandis que l'*O. dichotoma* et le *C. flexuosa* sont stolonipares, et l'*O. geniculata* qui se multiplie par scissiparité peut aussi présenter la multiplication par stolonisation.

L'accroissement du bourgeon de régénération à l'une des extrémités dépend de ce qui se passe à l'autre.

L'accroissement des stolons est plus rapide que celui des hydrocaules; il va d'abord en augmentant, atteint un maximum, puis diminue.

L'influence de la lumière et de l'obscurité sur la régénération n'est pas nettement marquée ; cependant chez l'*O. dichotoma*, l'obscurité favorise le développement de stolons; la rapidité de croissance des bourgeons d'hydrocaules a été plus grande à la lumière pour des segments suspendus librement dans l'eau. Chez cette même espèce, l'action plus ou moins prolongée d'une basse température favorise le développement de stolons.

Les phénomènes de rédintégration sont fréquents.

La régénération est accompagnée de divisions nucléaires directes.

Dans le développement des bourgeons de régénération, de même que dans le bourgeonnement normal, il apparaît des substances de déchet jaunâtres rejetées plus tard par les hydranthes.

Parmi les Gymnoblastiques, le *Clava squamata* développe difficilement un hydranthe sur son extrémité distale ou proximale sectionnée; il apparaît plutôt des stolons sur lesquels se montrent ensuite de nouveaux gastromérides.

Avec le *Clava squamata* on peut obtenir des *greffes homoplastiques* persistantes; il est indifférent que le greffon appartienne à la même colonie, qu'il soit greffé latéralement ou dans le prolongement du sujet.

Les greffes homoplastiques de *Campanulariidæ* sont possibles.

Les tentatives de *greffes hétéroplastiques* ont donné des résultats négatifs.

Dans la seconde partie j'ai donné un exposé critique de la systématique; j'ai complété l'étude morphologique de certaines espèces. Je signalerai comme question de détail la dégénérescence du *Clava squamata* et la description du gonoclade femelle de l'*Halecium sessile* qui n'avait pas été observé jusqu'à présent.

J'ai étudié avec soin les variations offertes par certaines espèces : variations du nombre des tentacules du *Tubularia humilis* et des méduses d'*Obelia longissima*, d'*O. geniculata*, d'*O. dichotoma*; variations offertes par les *Plumulariidæ* dans la succession des articles de l'hydrocaule et de l'hydroclade (certaines de ces variations sont accidentelles et dues à des ruptures suivies de régénération), variations dans la disposition des dactylothèques et leur développement plus ou moins grand. Ces recherches sur les variations naturelles des *Plumulariidæ* m'ont permis d'étendre les caractères des espèces étudiées et de montrer comment elles se relient entre elles par des formes intermédiaires. J'ai pu de la sorte, grâce à ces études de détail, établir la phylogénie de ces espèces.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

03. — Aders (W. M.). Ueber die Theilung von *Protohydra Leuckarti.* (*Zool. Anz.*, XXVI Bd., p. 33-39, 11 fig.).

62. — Agassiz (Louis). Contributions to the natural history of the United States of America (Boston, 4°, vol. III, IV, V, pl. I-XIX).

71. — Allman (G. J.). On a mode of reproduction by spontaneous fission in the Hydroida (*Quart. J. Micr. Sc.*, vol. XI [n. s.], p. 18-21, pl. III).

72. — Id. A monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids (*London, Ray Society*, 4°, 450 p., 23 pl.).

75. — Id. On the structure and developpement of *Myriothela* (*Phil. Trans.*, vol. CLXV, p. 549-576, pl. LV-LVIII).

76. — Id. Diagnoses of the new genera and species of Hydroida (*J. Linn. Soc.*, vol. XII, p. 251-284, pl. IX-XXIII).

77. — Id. Report on the Hydroida collected during the exploration of the Gulf-Stream by L. F. de Pourtalès (*Mem. Mus. Harvard*, vol. V, n° 2, 66 p., 34 pl.).

83. — Id. Report on the Hydroida dredged by H. M. S. « Challenger » I. *Plumularidæ* (*Rep. Scient. Results Chall. Zool.*, 4°, vol. VII, 55 p., 20 pl.).

85. — Id. Description of Australian, Cape and other Hydroida mostly new from the collection of Miss H. Gatty (*J. Lin. Soc.*, vol. XIX, p. 132-161, pl. VII-XXVI).

88. — Id. Report on the Hydroida dredged by H. M. S. « Challenger », II. The *Tubularinæ*, *Corymorphinæ*, *Campanularinæ*, *Sertularinæ* and *Thalamophora* (*Rep. Scient. Results Chall. Zool.*, vol. XXIII, 90 p., 39 pl., 1 carte).

84. — Bale (W. M.). Catalogue of the australian Hydroids Zoophyptes (*Sydney*, 4°, 198 p., 19 pl.).

86. — Id. The genera of *Plumulariidæ* with observations of various australian Hydroids (*Tr. R. Soc. Victoria*, vol. XXIII, p. 75-110).

93. — Id. Further notes on australian Hydroids and with description of some new species (*Tr. R. Soc. Victoria*, vol. VI [n. s.], p. 97-117, pl. III-VI).

00. — Bedot (M.) et A. Pictet. Hydraires provenant des campagnes de l' « Hirondelle » (1886-88) (*Rés. camp. scient. Prince de Monaco*, fasc. XVIII, 58 p., 10 pl.).

44. — Beneden (P. J. Van). Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la côte d'Ostende (*Nouv. Mém. Acad. Bruxelles*, t. XVII, 72 p., 6 pl.).

67. — Beneden (P. J. Van). Recherches sur la faune littorale de Belgique (*Mém. Acad. Belgique*, p. 1-207, 18 pl., vol. XXXVI).

'88. — Bétencourt (A.). Les Hydraires du Pas-de-Calais (*Bull. scient. France et Belgique*, t. 1, p. 201-214).

'99. — Id. Deuxième liste des Hydraires du Pas-de-Calais (*Trav. stat. zool. Wimereux*, t. VII, p. 1-13, et *Miscellanées biologiques dédiées au Professeur A. Giard à l'occasion du quinzième anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux*, 1874-1899, p. 1-13).

'94. — Bickford (Élisabeth E.). Notes on the regeneration and heteromorphosis of Tubularian Hydroids (*J. Morphol.*, vol. IX, p. 417-430, pl. XXVII).

:01. — Billard (A.). Note sur l'*Antennularia antennina* Lin. et sur l'*A. Perrieri*, n. sp. (*Bull. Mus. Paris*, vol. VII, p. 68-75, 1 fig.).

:01 *a*. — Id. Note sur la *Polyplumularia flabellata* et sur l'*Halicornaria Ferlusi*, n. sp. (*Bull. Mus. Paris*, vol. VII, p. 117-121. 1 fig.).

:01 *b*. — Id. De la scissiparité chez les Hydroïdes (*C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIII, p. 441-443).

:01 *c*. — Id. De la stolonisation chez les Hydroïdes (*C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIII, p. 521-524).

:02. — Id. Recherches sur la *Clava squamata* O. F. Müller (*Bull. Mus. Paris*, vol. VIII, p. 345-349).

:02*a*. — Id. Les Hydroïdes de la baie de la Hougue (*Bull. Mus. Paris*, vol. VIII, p. 531-536).

:03. — Id. Note sur les variations du *Plumularia halecioïdes* Alder (*Bull. Mus. Paris*, vol. IX, p. 57-62).

:03*a*. — Id. De l'excrétion chez les Hydroïdes (*C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXVII, p. 340-342).

'98. — Bonnevie (Kristine). Zur Systematik der Hydroïden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXIII Bd., p. 465-495, Taf. XXV-XXVIII).

'99. — Id. Hydroïda (*Den Norske Nordhavs Expedition*, 1876-1878. Christiania, 4°, 103 p., 8 Taf., 3 fig., 1 kart).

:02. — Bounhiol (J.). Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des Annélides polychètes (*Ann. Sc. nat.*, t. XVI [8]).

'88. — Brooks (W. K.). The life history of *Epenthesis Mcradyi* (n. sp.) (*Studies Biol. Laborat. Johns Hopk. Univers.*, vol. IV, p. 147-162, 3 pl.).

'94. — Bunting (Martha). The origin of the sex in *Hydractinia* and *Podocoryne* and the developpement of *Hydractinia* (*J. Morphol.*, vol. IX, p. 209-236, pl. IX).

'99. — Calkins (G. N.). Some Hydroids from Puget Sound (*P. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. XXVIII, p. 333-367, pl. I à VI).

'97. — Campenhausen (B. von). Hydroiden von Ternate (*Abh. Senckenb. Ges., Frankfurt-a-.M.*, XXIII Bd., p. 295-319, Taf. XV).

:02. — Cerfontaine (P.). Recherches expérimentales sur la régénération et l'hétéromorphose chez *Astroïdes calycularis* et *Pennaria Cavolinii* (*Arch. de Biol.*, t. XIX, p. 245-315, pl. VIII-IX).

'89-:02. — Chun (C.). Cœlenterata (*Bronn's Thier Reich*, 21 livr. parues actuellement, 370 p., 89 fig., 22 Taf.).

'79. — Ciamician (J.). Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthenum* Allman (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXII Bd., p. 323-347, Taf. XVIII-XIX).

'63. — Claparède (Ed.). Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere (*Leipzig*, 4°).

'81. — Claus (C.). Beiträge zur Kentniss der Gorgonopsiden und Eucopiden Entwicklung (*Arb. Inst. Wien*, IV Bd., p. 89-120, Taf. I-IV, et à part, *Wien*, *Hölder*).

'47-'48. — Dalyell (J. G.). Rare and remarkable animals of Scotland (*London, Van Voorst*, 4°, 2 vol., I, 270 p., 53 pl.; II, 323 p., 56 pl.).

'94. — Davenport (C. B.). Studies in morphology. Regeneration in *Obelia commissuralis* and its bearing on differentiation in the Germ-Plasma (*Anat. Anz.*, IX Bd., p. 283-294).

'81. — Davidoff (M.). Ueber Theilungsvorgänge bei *Phialidium variabile* Hæckel (*Zool. Anz.*, IV Jahrg., p. 620-622, 1 fig.).

:01. — Delage (H.) et E. Herouard. Traité de Zoologie concrète. Les Cœlentérés (t. II, 2e partie, *Paris*, *C. Reinwald*).

'90. — Driesch (H.). Tektonische Studien an Hydroidpolypen. 1. Die Campanulariden und Sertulariden. 2. *Plumularia* und *Aglaophenia*. Die Tubulariden. Nebst allgemeinen Erörterungen über die Natur thierischer Stöcke (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XXIV Bd., p. 188-226, 12 Abb., et p. 657-688, 6 Abb.).

'90 *a*. — Id. Die Tektonik von *Plumularia Catharina* (*Zool. Anz.*, XIII Bd., p. 660-662).

'90 *b*. — Id. Heliotropismus bei Hydroidpolypen (*Zool. Jahrb. Syst.*, V Bd., p. 147-156, 3 Abb.).

'91. — Id. Tecktonische Studien an Hydroidpolypen. 3 (Schluss). *Antennularia* (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XXV Bd., p. 467-479, 3 Abb.).

'91 *a*. — Id. Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoritische Bedeutung (*Biol. Centralbl.*, XI Bd., p. 14-21).

'92. — Id. Kritische Erörterung Beiträge zur theoritischen Morphologie (*Biol. Centrabl.*, XII Bd., p. 545-556).

'94. — Id. Analytische Theorie der Organischen Entwicklung (Leipzig, *id.*, in *Arch. f. Entwickmech.*, IV Bd., 1896).

'97. — Id. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 1. Von den regulativen Wachstums-und Differenzirungsfähigkeiten der *Tubularia* (*Arch. f. Entwickmech.*, V Bd., p. 389-418, 14 Abb.).

:00. — Id. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 2. Quantitative Regulationen bei der Reparation *Tubularia* (*Arch. f. Entwickmech.*, IX Bd., p. 103-139, 2 Abb.).

:01. — Id. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 5. Ergänzende Beobachtungen an *Tubularia* (*Arch. f. Entwickmech.*, XI Bd., p. 185-206, 6 Abb.).

'78. — Engelmann (Th. W.). Ueber Trembley's Umkerungsversuch an *Hydra* (*Zool. Anz.*, I Bd., p. 77-78).

'30. — Esper. Die Pflanzenthiere nach der Natur mit Farben verleuchtet (*Nürnberg*).

'79-'80. — Fraipont (J.). Recherches sur l'organisation histologique et le développement de la *Campanularia angulata*, etc. (*Arch. Zool. exp.*, vol. VIII, p. 433-466, pl. XXXII-XXXIV).

:03. — Gast (R.) et E. Godlewski. Die Regulationserscheinungen bei *Pennaria Cavolinii* (*Arch. f. Entwickmech.*, XVI Bd., p. 76-116, 22 Textfig., Taf. II-III).
'96. — Giard (A.). Y a-t-il antagonisme entre la Greffe et la Régénération (*C. R. Soc. Biol.*, vol. III [10], p. 180-184).
'98. — Id. Sur l'éthologie du *Campanularia caliculata*. Stolonisation et Allogonie (*C. R. Soc. Biol.*, vol. V [10], p. 17-20).
'70. — Greeff (R.). *Protohydra Leuckarti*, eine marine Stammform der Cœlenteraten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XX Bd., p. 37-54, Taf. IV-V).

'66. — Hæckel. Generelle Morphologie der Organismen (*Berlin, G. Reimer*, 8°).
'82. — Hamann (O.). Der Organismus der Hydroidpolypen (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XV Bd., p. 473-544, Taf. XX-XXV, 4 Abb.).
'82 *a*. — Id. Studien über Cœlenteraten. Zur Anatomie der Nesselkapselzellen (*Ibid.*, p. 545-557, Taf. XXVI-XXVII : et à part, *Jena, G. Fischer*, 8°).
'83. — Id. Beiträge zu Kenntniss der Medusen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXVIII Bd., p. 419-429, Taf. XXIII).
'99. — Hargitt (Ch. W.). Experimental studies upon *Hydromedusæ* (*Biol. Bull. Boston*, vol. I, p. 35-51).
:02. — Id. Notes on the Cœlenterate fauna of Woods Hole (*Amer. Natural.*, vol. XXXVI, p. 549-560, 4 fig.).
'94. — Hartlaub (C.). Die Cœlenteraten Helgolands (*Wiss. Meeresuntersuch.*, I Bd. [N. F.], p. 161-206).
'97. — Id. Die Hydromedusen Helgolands (*Wiss. Meeresuntersuch.*, II Bd. [N. F.], p. 448-536, Taf. XIV-XXIII).
:00. — Id. Revision der Sertularella-Arten (*Abh. Ver. Hamburg.*, XVI Bd., 143 p., 6 Taf., 56 fig.).
:02. — Hazen (Annah P.). Regeneration in *Hydractinia* and *Podocoryne* (*Amer. Natural.*, vol. XXXVI, p. 193-200).
:02. — Hefferan (Mary). Experiments in grafting in *Hydra* (*Arch. f. Entwickmech.*, XIII Bd., p. 565-587, Taf. XXIII-XXV).
'68. — Heller. Die Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres (*Wien*, 88 p., 3 Taf.).
97. — Hilgendorf (F. W.). On the Hydroids of the neigbourhood of Dunedin (*Tr. N. Zealand Inst.*, vol. XXX, p. 200-218, pl. XVI-XXII).
'68. — Hincks (T.). A history of the british Hydroids Zoophytes (*London, Van Voorst*, 8°, 338 p., 42 fig., 67 pl.).
'72. — Id. Note on prof. Heller's « Catalogue of the Hydroida of the Adriatic » (*An. Nat. Hist.*, vol. IX [4], p. 116-121).
'72 *a*. — Id. Contributions to the history of the Hydroida (*An. Nat. Hist.*, vol. X [4], p. 385-395, pl. XX-XXI).
'89. — On the Polyzoa and Hydroida of the Mergui Archipelago (*J. Linn. Soc.*, vol. XI, p. 121-135, pl. XII).

'90. — Ischikawa. Trembley's Umkehrungsversuch an *Hydra* nach neuen Versuchen erklärt (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XLIX Bd., p. 433-460, 4 fig., Taf. XVIII-XX).

'95. — Jäderholm (E.). Ueber aussereuropaïsche Hydroiden des Zoologischen Museums der Universität Upsala (*Bih. Swenska Ak.*, XXI Bd., 20 p., 2 Taf.).

'83. — Jickeli (C. F.). Der Bau der Hydroidpolypen. I. Ueber den Histologischen Bau von *Eudendrium* Ehrbg. und *Hydra* L. — II. Ueber den histologischen Bau von *Tubularia* L., *Cordylophora* Allm., *Cladonema* Duj., *Coryne* Gärtn., *Gemmaria* M'Crady, *Perigonimus* Sars, *Podocoryne* Sars, *Campanopsis* Claus, *Lafoëa* Lam., *Campanularia* Lam., *Obelia* Per., *Anisocola* Kirchenp., *Isocola* Kirchenp., *Kirchenpaueria* Jick. (*Morphol. Jahrb.*, VIII Bd., p. 373-416 et p. 580-680, Taf. XVI-XVIII et Taf. XXV-XXVIII).

:02. — King (Helen D.). Observations and experiments on regeneration in *Hydra viridis* (*Arch. f. Entwickmech.*, XIII Bd., p. 135-178, 31 fig.).

:03. — Id. Further studies on regeneration in *Hydra viridis* (*Arch. f. Entwickmech*, XXVI Bd., p. 200-242, pl. IV-VI).

'72. — Kirchenpauer. Ueber die Hydroidenfamilie *Plumularidæ*, einzelne Gruppen derselben und ihre Fruchtbehälter. I. *Aglaophenia* (*Abh. Ver. Hamburg*, V Bd., 52 p., Taf. I-VIII).

'76. — Id. Ueber die Hydroidenfamilie *Plumularidæ*, etc. — II. *Plumularia* und *Nemertesia* (*Abh. Ver. Hamburg*, VI Bd., p. 1-59, Taf. I-VIII).

'84. — Klaatsch (H.). Beiträge zur genaueren Kentniss der Campanularien (*Morphol. Jahrb.*, IX Bd., p. 534-596, Taf. XXV-XXVII).

'86. — Id. Ueber Stielneubildung bei *Tubularia mesembryanthemum* Allm. (*Arch. mikr. Anat.*, XXVII Bd., p. 631-650, Taf. XXXIII).

'53. — Kölliker (A.), C. Gegenbaur et H. Müller. Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestelltevergleichend anatomische Untersuchungen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, IV Bd., p. 299-370).

'97. — Labbé (A.). L'hétéromorphose en zoologie (*Rev. gén. Sc.*, vol. VIII, p. 589-593, 4 fig.).

'99. — Id. L'ovogenèse dans les genres *Myriothela* et *Tubularia* (*Arch. zool. exp.*, vol. VII [3], p. 1-32, pl. I-II).

'86. — Lang (Arnold). *Gastroblastea Raffaelei.* Eine durch eine Art unvollständiger Theilung enstehende Medusen-Colonie (*Jen. Zeitschr. Naturw.*, XIX Bd., p. 735-763, Taf. XX-XXI).

'83. — Lendenfeld (R. von). Ueber eine eigenthümliche Art der Sprossenbildung bei Campanulariden (*Zool. Anz.*, VI Bd., p. 42).

'84. — Id. The australian Hydromedusæ (*P. Linn. Soc. N.S. Wales*, vol. IX, p. 206-241, 345-353, 401-420, 467-492, 581-634, pl. VI-VIII, XII-XVII, XX-XXIX).

'84 *a*. — Id. Das system der Hydromedusen (*Zool. Anz.*, VII Bd., p. 425-429, 444-448).

'87. — Id. Descriptive catalogue of the Medusæ of the australian seas (*Sydney, Govt, print*, 8°).

'92. — Levinsen (G. M. R.). Om Fornyelsen of Ernæringsindividerne hos Hydroiderne (*Vid. Medd.*, IV Bd. [5], p. 14-31, Taf. I).

'93. — Id. Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Groenlands Vestkyst (*Vid. Medd.*, Bd. IV [5], p. 143-212, Taf. V-VIII).

'91. — Loeb (J.). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. Ueber Heteromorphose (*Würzburg, Hertz*, 4°, 79 p., 3 fig., 1 Taf.).

'92. — Id. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. II. Organbildung und Wachstum (*Würzburg, Hertz*, 4°, 81 p., 9 fig., 2 Taf.).

'96. — Loeb (J.). Ueber den Einfluss des Lichts auf die Organbildung bei Thieren (*Arch. f. Ges. Physiol. Pflüger*, LXIII Bd., p. 273).
:00. — Id. On the transformation and regeneration of Organs (*Am. J. Physiol.*, vol. IV, p. 60-68, 5 fig.).

'90. — Marktanner-Turneretscher (G.). Die Hydroiden des k. k. naturhistorischen Hofmuseums (*Ann. k. k. Hofmus. Wien*, V Bd., p. 194-286, Taf. III-VIII, et *Wien, A. Hölder*, gr. 8°).
'95. — Id. Zoologische Ergebnisse der im Jahre 1889 auf Kosten der Bremer geographischen Gesellschaft von Dr Willy Kükenthal und Dr Alfred Walter ausgeführten Expedition nach Ost-Spitzbergen (*Zool. Jahrb. Syst.*, VIII Bd., p. 391-438, Taf. XI-XIII).
'82. — Marshall (W.). Ueber einige Lebenserscheinungen der Süsswasserpolypen und über eine neue Form von *Hydra viridis* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXVII Bd., p. 664-702, Taf. XXXVII).
'87. — Mayer (P.). Ueber Stielneubildung bei *Tubularia* (*Zool. Anz.*, X Bd., p. 365).
'77. — Mereschkowsky (C. de). On a new genus of Hydroids from the White Sea with a short description of other new Hydroids (*Ann. Nat. Hist.*, vol. XX [4], p. 220-229, pl. V-VI).
'78. — Id. Studies on the Hydroida (*Ann. Nat. Hist.*, vol. I [5], p. 239-256, 322-340, pl. XIII-XV).
'82. — Id. Structure et développement des nématophores chez les Hydroïdes (*Arch. Zool. exp.*, vol. X, p. 583-610, pl. XXIX A-XXIX B).
'86. — Metschnikoff (E.). Embryologische Studien an Medusen (Wien, 151 p., 9 fig., 12 Taf.).
'99. — Morgan (T. H.). Regeneration in the Hydromedusa *Gonionemus vertens* (*Amer. Natural.*, vol. XXXIII, p. 939-951, 12 fig.).
:01. — Id. Regeneration (*Columbia University Biol., Series*, t. VII, 315 p., 66 fig.).
:01*a*. — Id. Regeneration in *Tubularia* (*Arch. f. Entwickmech.*, XI Bd., p. 346-381, 39 fig.).
:02. — Id. Further experiments on the regeneration of *Tubularia* (*Arch. f. Entwickmech.*, XIII Bd., p. 528-543, 25 fig.).
:03. — Some factors in the regeneration of *Tubularia* (*Arch. f. Entwickmech.*, XVI Bd., p. 125-154, 16 fig.).
:03. — Motz-Kossowska (Mme S.). Sur l'action morphogène de l'eau en mouvement sur les Hydraires (*C. R. Acad. des Sc.*, vol. CXXXVII, p. 863-865).
'99. — Murbach (L.). Hydroids from Wood's Holl Mass. *Hypolytus peregrinus* a new unattached marine Hydroid, *Corynitis Agassizii* and its Medusa (*Quart. J. Micr. Sc.*, vol. XLII [3], p. 341-360, 1 pl.

'87. — Nussbaum (M.). Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus *Hydra* (*Arch. mik. Anat.*, XXIX Bd., p. 265-366, Taf. XIII-XX).
'95. — Nutting (Ch. C.). Notes of the reproduction of plumalarian Hydroids (*Amer. Natural.*, vol. XXIX, p. 966-973, pl. XXXII).
:00. — Id. American Hydroids. I. The *Plumularidæ* (*Smithson. Instit. U. S. Nat. Mus. Special Bulletin*, 4°, 285 p., 113 fig., 34 pl.).
:01. — Id. Papers from the Harriman Expedition. XXI. The Hydroids (*P. Washington Ac.*, vol. III, p. 157-216, pl. XIV-XXV).

:02. — Pauly (R.). Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise von *Cordylophora lacustris* (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XXVI Bd., p. 737-780, Taf. XXIII-XXVI).
:00. — Pausinger (F. von). Bau und Function der Nematophoren von Plumulariden (*Arb. Inst. Wien*, XXII Bd., p. 301-334, Taf. I-III).
'97. — Peebles (Florence). Experimental studies on *Hydra* (*Arch. Entwickmech.*, V Bd., p. 794-819, 34 fig.).
'98. — Id. The effect of temperature on the regeneration of *Hydra* (*Zool. Bull.*, vol. II, p. 123-128).
:00. — Id. Experiments in regeneration and in grafting of Hydrozoa (*Arch. Entwickmech.*, X Bd., p. 434-488, 82 fig.).
:02. — Id. Further experiments in regeneration and grafting of Hydroids (*Arch. Entwickmech.*, XIV Bd., p. 49-64, 36 fig.).
:03. — Perrier (E.). Traité de Zoologie (*Paris, Masson et Cie*, 8°, jusqu'ici 6 fasc. parus, 2726 p., 1851 fig.).
:02. — Id. et Ch. Gravier. La tachygenèse ou accélération embryogénique, son importance dans les modifications des phénomènes embryogéniques : son rôle dans la transformation des organismes (*Ann. Sc. nat.*, vol. XVI [8], p. 133-374, 119 fig.).
'93. — Pictet (C.). Etude sur les Hydraires de la baie d'Amboine (*Rev. Suisse Zool.*, vol. I, p. 1-64, pl. I-III).
'80. — Plessis (G. du). Observations sur la Cladoryne floconneuse (*Cladocoryne floccosa* Rotch.) (*Mitt. Stat. Neapel*, II Bd., p. 176-196, Taf. IX, et *Bull. Soc. Vaudoise*, vol. XVII, p. 119-144, pl. X).

'85. — Quelch (J. J.). On some deep-sea anp shallow-water Hydrozoa (*Ann. Nat. Hist.*, vol. XVI [5], p. 1-20, p. 156, pl. I-II).

'99. — Rand (H. W.). The regulation of graftabnormalities in *Hydra* (*Arch. Entwickmech.*, Bd IX, p. 161-214, 3 Taf.).
1755. — Rosenhof (Rösel von). Insekten-Belustigung (*Nürnberg*, vol. III).
:02. — Rowley (Annah T.). Histological changes in *Hydra viridis* during regeneration (*Amer. Natural*, vol. XXXVI, p. 579-583).

:02. — Sæmundsson (B.). Bidrag til Kundskaben om de islandke Hydroider (*Vid. Medd.*, p. 47-74, Taf. I-II).
'73. — Sars (G. O.). Bidrag til Kundskaben om Norges Hydroider (*Forh. Selsk. Christiania*).
'98. — Schäppi (Th.). Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren (*Jen. Zeitschr. Naturw.*, XXXII Bd., p. 483-550, 11 fig., Taf. XXII-XXVIII).
'97. — Schneider (K. C.). Hydropolypen von Rovigno, nebst Übersicht über das System der Hydropolypen im Allgemeinen (*Zool. Jahrb. Syst.*, X Bd., p. 472-555, 2 fig.).
:02. — Schydlowsky (A.). Matériaux relatifs à la faune des polypes hydraires des mers arctiques. I. Les Hydraires de la mer Blanche, le long du littoral des îles Solowetzky (*Trav. Soc. Univ. Kharkov*, vol. XXXVI, p. 1-276, pl. I-V, en russe).
:01. — Stevens (N. M.). Regeneration in *Tubularia mesembryanthemum* (*Arch. Entwickmech.*, XIII Bd., p. 410-414, Taf. XVIII).
:02. — Id. Regeneration in *Tubularia mesembryanthemum* (*Arch. Entwickmech.*, XV Bd., p. 319-326, 13 fig.).

:02*a*. — Stevens (N. M.). Regeneration in *Antennularia ramosa* (*Arch. Entwickmech.*, p. 429-447).
'87. — Thomson (d'Arcy W.). The Hydroida of the Vega Expedition (*Vega Exp. Vet.*, Jakttagelser IV, p. 385-400, pl. XIV-XXI).
'94. — Thornely (Laura R.). Supplementary report upon Hydroid Zoophytes of L. M. B. C. District (*P. Liverp. biol. Soc.*, vol. VIII, p. 140-147, pl. IX).
1744. — Trembley. Mémoires pour servir à l'histoire d'un polype d'eau douce à bras en forme de cornes (*Paris* et *Leyde*).

'85. — Usow (N. M.). *Polypodium hydriforme* (nouvelle forme de Cœlentéré d'eau douce) (*Arb. Ges. Kazan*, XIV Bd., 24 p. en russe).
'87. — Id. Eine neue Form von Süsswasser Cœlenteraten (*Morph. Jarhb.*, XII Bd., p. 137-153, Taf. VIII).

'82. — Varenne (A. de). Recherches sur la reproduction des Polypes Hydraires (*Arch. Zool. exp.*, vol. X, p. 611-710, pl. XXIX-XXXVIII).

'82. — Weissmann (A.). Ueber eigenthümliche Organe bei *Eudendrium racemosum* (*Mitt. Stat. Neapel*, III Bd., p. 1-14, Taf. I).
'83. — Id. Die Enstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen zugleich als Beitrag zur Kentniss des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe (*Jena, G. Fischer*, 4°, 395 p., 24 Taf.).
'90. — Id. Bemerkungen zu Ischikawa's Umkehrungversuchen an *Hydra* (*Arch. mikr. Anat.*, XXXVI Bd., p. 627-638, 8 fig.).
'95. — Wetzel (G.). Transplantationsversuche mit *Hydra* (*Arch. mikr. Anat. u. Entw.*, XLV Bd., p. 273-294, Taf. XVIII).
'98. — Id. *Id.* (*Ibid.*, LII Bd., p. 70-96, Taf. VII).
'94. — Willem. La structure des palpons d'*Apolemia uvaria* Eschsch., et les phénomènes de l'absorption de ces organes (*Bull. Acad. Belg.*, vol. XXVII, p. 354-363, pl. I).

'93. — Zoja (R.), Intorno ad un nuovo Idroide (*Umbrellaria* n. g. *Aloysii*, n. sp. (*Mitt. Stat. Neapel*, X Bd., p. 519-526, Taf. XXXIII).
'93*a*. — Id. La cellule colorate dell' ectoderma di alcuni Idroidi (*Boll. Scient.*, An. XV, p. 42-50. Extr. *Arch. ital. Biol.*, vol. XXI, p. 139-140).

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

b. g., bourgeon de gastroméride.
b. g_1, bourgeon de gastroméride primaire.
b.g_2, bourgeon de gastroméride secondaire.
cn., cnidoblaste.
c. ex., cellules excrétrices.
ect., ectoderme.
en., endoderme.
g_1, gastroméride primaire.
g_2, gastroméride secondaire.
n., noyau.
p., propagule.
r. p., rameau propagulaire.
r. s., rameau stolonique.
st. l., stolon latéral.
st. p., stolon principal.

PLANCHE I

Obelia dichotoma L.

Fig. 1. — Partie d'hydrodème montrant deux rameaux stoloniques (*r. s.*).
Fig. 2. — Apparition sur le stolon principal (*st.p.*) du bourgeon du premier gastroméride (*b.* g_1) et de deux stolons latéraux (*st. l.*).
Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8. — Différents aspects de la ramification du stolon principal (*st. p.*). Les stolons latéraux (*st. l.*) se détachent perpendiculairement ou presque à angle droit. Les lettres indicatrices n'ont été marquées que pour les figures 2 et 3. Le bourgeon annelé est le bourgeon du premier gastroméride. Dans les figures 6, 7, 8 le premier gastroméride (g_1) est formé, et dans les figures 6 et 7 il a même développé un bourgeon latéral (*b.*g_2), début du deuxième gastroméride.
Fig. 9. — Partie d'hydrodème d'*O. dichotoma* d'eau profonde avec trois rameaux stoloniques (*r.s.*) naissant au-dessous d'un hydranthe.

Bougainvillia ramosa Bened.

Fig. 10. — Partie d'hydrodème montrant trois rameaux stoloniques (*r.s.*), dont un allongé et deux courts.
Fig. 11. — Gastroméride (g_1) né sur un stolon (*st. p.*); au voisinage se détache un stolon latéral (*st. l.*).

Fig. 1 *bis*. — Échelle des figures 1-9.
Fig. 11 *bis*. — — 10-11.

PLANCHE II

Obelia longissima Pall.

Fig. 1. — Gastroméride avec un bourgeon latéral pouvant développer soit un nouveau gastroméride, soit un rameau propagulaire.
Fig. 2. — Bourgeon latéral renflé (*b.g.*) (début du développement d'un gastroméride).
Fig. 3. — Bourgeon latéral développant un rameau propagulaire (*r.p.*).
Fig. 4. — Rameau propagulaire complètement développé (*r.p.*).
Fig. 5. — Propagule (*p*) séparée du cœnosarque général.
Fig. 6. — Propagule détachée de la colonie mère.
Fig. 7. — Apparition sur la propagule fixée du bourgeon du premier gastroméride ($b. g_1$).
Fig. 8-9. — Stades plus âgés du développement du premier gastroméride ($b. g_1$).
Fig. 10-11. — Premier gastroméride (g_1) complètement développé.
Fig. 12. — Propagule ayant développé un gastroméride primaire (g_1) et un deuxième bourgeon de gastroméride primaire.
Fig. 13. — Gastroméride primaire (g_1) ayant formé latéralement un gastroméride secondaire (g_2).
Fig. 14. — Gastroméride détaché d'un hydrodème avec deux courts rameaux stoloniques (*r. s.*).
Fig. 15. — Anastomose de deux propagules.
Fig. 16. — Propagule à l'état de rétraction (recul).
Fig. 17. — Propagule à l'état d'extension (progression).
Fig. 18, 19, 20, 21, 22. — Différentes phases montrant le déplacement d'une propagule vers la gauche.

O. geniculata L.

Fig. 23. — Partie d'hydrodème avec un rameau propagulaire (*r.p.*).
Fig. 24. — Propagule détachée.

Leptoscyphus tenuis Allm.

Fig. 25. — Partie d'hydrodème avec un rameau propagulaire (*r.p.*).
Fig. 26. — Propagule détachée.

Fig. 1 *bis*. — Échelle des figures 1-15 et 23-24.
Fig. 16 *bis*. — 16-22.
Fig. 25 *bis*. — 25-26.

PLANCHE III

Campanularia angulata Hcks.

Fig. 1. — Extrémité d'hydrodème montrant le rameau propagulaire (*r.p.*) accroché à une feuille de Zostère; (*s. s.*), ligne suivant laquelle se fait la section qui détache la propagule.

Fig. 2. — Extrémité de la propagule immédiatement après sa fixation sur la feuille de Zostère.
Fig. 3. — Propagule fixée. Début du développement des stolons.
Fig. 4. — Stolon avec un bourgeon de gastroméride ($b.g_1$).
Fig. 5. — Un gastroméride développé sur chaque stolon, la propagule s'est vidée.
Fig. 6. — Propagule ayant développé trois stolons, l'un montre un gastroméride (g_1) et les deux autres chacun un bourgeon de gastroméride ($b.g_1$).
Fig. 7. — Propagule fixée obliquement sur une feuille de Zostère.

Halecium sessile Norm.

Fig. 8. — Hydrodème terminé par une propagule complexe ; (*s*) endroit où se fera la séparation.
Fig. 9. — Propagule complexe détachée de la colonie.

Fig. 1 *bis*. — Échelle des figures 1-7.
Fig. 8 *bis*. — 8-9.

PLANCHE IV

Obelia dichotoma L.

Fig. 1. — Partie de cœnosarque âgée (hydrocaule), montrant un nid de petits noyaux dans l'ectoderme (*ect.*).
Fig. 2-3. — Cellules glandulaires endodermiques.
Fig. 4. — Partie de cœnosarque âgée (hydrocaule) ; *cn.*, cnidoblastes.
Fig. 5. — Cellule endodermique de la cavité digestive de l'hydranthe ; *d*, substance de déchet.
Fig. 6. — Corpuscules de la cavité digestive ; *c.*, corps nucléiforme avec son karyosome ; c_1, c_2, corps nucléiforme avec son karyosome et une ou quatre vacuoles ; c_3, corps nucléiforme avec trois vacuoles sans karyosome ; c_4, corps nucléiforme, le karyosome est fragmenté ; *s.*, sphérule ; *cn.*, cnidoblaste.
Fig. 7. — Ectoderme de stolon jeune, avec gros et petits noyaux ; *n*, noyau en voie de division ; *n'*, noyau à deux karyosomes.
Fig. 8. — Partie de cœnosarque d'un stolon jeune. Les cellules endodermiques sont bourrées de sphérules vitellines.
Fig. 9. — Coupe tangentielle de l'extrémité d'un stolon ; *c. ex.*, cellule excrétrice.
Fig. 10, 11, 12. — Stades successifs de division d'un noyau. (Le réseau karyoplasmique est plus accusé dans ces figures qu'il ne l'est en réalité.)

Fig. 13. — Corpuscules de la cavité digestive de l'*O. ongissima* Pall.
Fig. 14. — Coupe d'un stolon jeune d'*O. geniculata* L.

Fig. 1 *bis*. — Echelle des figures 1, 4.
Fig. 2 *bis*. — 2, 3.
Fig. 5 *bis*. — 5, 6, 7, 13.
Fig. 8 *bis*. — 8, 9, 14.
Fig. 10 *bis*. — 10, 11, 12.

PLANCHE V

Fig. 1. — Coupe de l'extrémité d'un rameau propagulaire jeune de *Campanularia angulata* Hcks. *c. ex.*, cellule excrétrice.
Fig. 2. — Coupe de l'extrémité d'un rameau propagulaire âgé de *C. angulata*.
Fig. 3. — Coupe tangentielle de l'extrémité d'un stolon de *C. flexuosa*. *c. ex.*, cellules excrétrices vides ; *cn.*, cnidoblastes.
Fig. 4-5. — Coupe d'un stolon de *Sertularia pumila* L. (parties jeune et âgée).
Fig. 6. — Cellule excrétrice vide d'*Obelia dichotoma* L.
Fig. 7. — de *Campanularia angulata* Hcks.
Fig. 8. — — *flexuosa* Hcks.
Fig. 9. — Partie d'ectoderme d'un stolon d'*Obelia dichotoma* L. *c. ex.*, cellule excrétrice.
Fig. 10. — Partie d'ectoderme d'un rameau propagulaire de *Campanularia angulata* Hcks.

Fig. 1 *bis*. — Échelle des figures 1, 2.
Fig. 3 *bis*. — de la figure 3.
Fig. 4 *bis*. — des figures 4, 5.
Fig. 6 *bis*. — des figures 6, 7, 8, 9, 10.

PLANCHE VI

Halecium sessile Norm.

Fig. 1. — Partie d'hydrocaule vide ; *h. t.*, hydrothèque ; $h. t_1$, $h. t_2$, $h. t_3$, $h. t_4$, hydrothèques primaire, secondaire, tertiaire, quaternaire (rédintégration) ; *r*, rameau.
Fig. 2. — Extrémité d'hydrodème avec trois gastromérides et un bourgeon ($b. g_2$) de gastroméride secondaire (rédintégration).
Fig. 3, 4, 5. — Extrémité de différents rameaux.
Fig. 6. — Partie d'hydrocaule de la variété des *Cystosira*.
Fig. 7. — Gonoclade mâle jeune.
Fig. 8. — Gonoclade mâle mûr.
Fig. 9, 10, 11. — Différents stades du développement des gonoclades femelles.
Fig. 12-13. — Gonoclade femelle complètement développé.
Fig. 14. — Gonoclade femelle avec planules à son intérieur.

TABLE DES MATIÈRES

RECHERCHES

SUR UN

CÉRIANTHAIRE PÉLAGIQUE

DU GOLFE DE CALIFORNIE (DACTYLACTIS BENEDENI, N. SP.)

Par M. CH. GRAVIER.

Les Cérianthes vivent dans des tubes de consistance gélatineuse, construits à l'aide du mucus qui est sécrété par la paroi même de leur corps, et dans lequel se trouvent entraînées de nombreuses cellules urticantes. La solidité de cette gaine molle, qui peut atteindre un mètre de longueur, est constamment renforcée par des éléments empruntés au sable dans lequel elle est entièrement plongée, presque normalement à la surface, où elle vient s'ouvrir. L'animal peut se mouvoir à son aise dans ce tube, dont les dimensions, tant en longueur qu'en largeur, dépassent notablement les siennes; à l'état d'extension complète, les deux cinquièmes environ de son corps émergent au-dessus de l'orifice; les tentacules sont complètement étalés, tout prêts à capturer la proie qui passe à leur proximité. A la menace du moindre danger, dès, par exemple, qu'un mouvement insolite vient à se produire dans le voisinage, les tentacules se rassemblent en un faisceau compact dans le prolongement du corps, l'animal rentre précipitamment dans son tube, va, en se contractant, se blottir au fond de ce dernier et toute trace de sa présence disparaît.

En séparant le Cérianthe de son tube et en le plaçant dans un vase rempli d'eau de mer, Jules Haime [1854] a cons-

taté (1) que l'animal reste un certain temps inerte, étendu sur le fond du récipient et qu'il est incapable de redresser même une partie de son corps; il peut seulement effectuer, et lentement, des mouvements de reptation analogues à ceux que de Quatrefages a observés chez les Edwardsies. Si l'on soutient le corps au moyen d'un anneau, au-dessous du cercle des tentacules, ou si on l'enveloppe dans une gaine d'étoffe, on voit l'animal reprendre sa physionomie normale et épanouir sa couronne de tentacules.

Ainsi, malgré sa mobilité à l'intérieur de son tube qu'il ne quitte vraisemblablement jamais, le Cérianthe est tout aussi fixé que le sont les Actinies ; c'est un animal essentiellement sédentaire.

Or les pêches pélagiques pratiquées de juillet à septembre dans l'Atlantique septentrional, la Manche et la mer du Nord donnent fréquemment diverses formes d'Actinies que l'on désigne sous le nom d'*Arachnactis* et que beaucoup de naturalistes, notamment Michaël Sars [**1846**], Alexandre Agassiz [**1863**] (2) et Carl Vogt [**1888**] ont considérées comme formant un genre autonome. On sait maintenant que ce sont des larves de Cérianthes. La grande expédition allemande de 1899 (*Plankton-Expedition*) recueillit à la surface de l'Atlantique de nombreux types larvaires nouveaux de Cérianthaires (mais aucun individu adulte) dont Édouard van Beneden [**1898**] a fait une magistrale étude. Comme tant d'autres animaux, ces Actiniaires abandonnent donc, à un stade plus ou moins précoce de leur développement, la vie à la surface pour gagner le fond de la mer.

En explorant le golfe de Californie, M. Léon Diguet, l'un des plus distingués voyageurs naturalistes du Muséum, a eu

(1) Voy. l'index bibliographique à la fin du mémoire.

(2) Plus tard, A. Agassiz [**1873**] abandonna sa première opinion; pour lui, les Arachnactis seraient de jeunes Edwardsies.

« ... J'ai tâché cet été, dit-il, d'élever l'espèce que j'avais premièrement figurée dans les *Proceedings* de la Société d'histoire naturelle de Boston, et j'ai réussi à en élever deux spécimens qui ont passé en jeunes Edwardsies. »

la bonne fortune, en 1899, de capturer des Cérianthaires qui nageaient en nombre considérable dans les couches superficielles, à la surface même ou à une faible profondeur, et dont les caractères diffèrent nettement de ceux des espèces actuellement connues; la plupart d'entre eux possèdent des éléments reproducteurs complètement développés ou très voisins de l'état de maturité.

Bien que les dimensions de ce Cérianthaire américain n'excèdent pas sensiblement celles des plus grands *Arachnactis* étudiés par Carl Vogt, le développement des organes génitaux et l'ensemble des caractères anatomiques autorisent à penser qu'il s'agit bien ici d'une forme adulte adaptée à la vie pélagique. Il ne saurait être question ici ni de pédogénèse, ni d'un cas de « dissogonie » analogue à ceux que Chun [**1892**] a signalés chez les Cténophores.

M. Léon Diguet, qui a longuement exploré le golfe de Californie, n'a rencontré qu'une seule fois ce Cérianthaire qui n'a jamais été signalé jusqu'ici. Peut-être doit-on ranger cet être parmi ceux que Hæckel [**1891**] appelle *spanipélagiques*; sous ce nom, le célèbre zoologiste de Jena désigne les animaux qui, vivant presque toujours à diverses profondeurs, remontent exceptionnellement à la surface chaque année, pendant quelques semaines ou même pendant quelques jours. Cette courte apparition dans les couches superficielles est probablement en relation directe avec la reproduction et l'ontogénèse. Cela pourrait fort bien être le cas pour ces Cérianthes parvenus à l'état de maturité sexuelle. On sait que les *Athorybia* et les *Physophora*, parmi les Siphonophores, les *Charybdea* et les *Periphylla*, parmi les Méduses, se comportent de cette façon. Il en est vraisemblablement de même aussi de certains animaux rarissimes de surface comme les Némertiens pélagiques : les *Pelagonemertes* que Lesson trouva en abondance à la surface en 1830, entre les Moluques et la Nouvelle-Guinée, et dont le « Challenger » recueillit deux spécimens seulement, à une grande profondeur, l'un au sud de l'Australie, l'autre sur les côtes du

Japon, les *Nectonemertes* et les *Hyalonemertes* capturés par « l'Albatross » au large des États-Unis. Chun [**1888-90**], à qui l'on doit tant de données nouvelles sur le « Plankton » et le « Stoffwechsel » de l'Océan, que V. Hensen [**1887-92**] a cherché à évaluer d'une manière rigoureuse, a d'ailleurs fait remarquer que peu d'espèces vivent constamment à la surface, que beaucoup d'entre elles, à une période déterminée, disparaissent brusquement pendant des mois.

Quoi qu'il en soit, l'adaptation d'un animal fouisseur, essentiellement sédentaire, à la vie pélagique est un fait biologique des plus curieux. De ce qu'il est presque universellement admis que les premiers êtres animés ont dû prendre naissance dans les eaux marines (1), on en a déduit que la vie fut, au début, localisée à la surface des océans. De là à considérer les formes pélagiques dans chaque groupe comme les plus primitives, il n'y avait qu'un pas, et ce pas fut franchi par de nombreux naturalistes. Cette thèse a été soutenue notamment par Herdmann [**1882-88**] dans ses belles études sur les Tuniciers recueillis par le « Challenger ». Elle a été reprise et exposée d'une façon des plus séduisantes par W. K. Brooks [**1893**] dans sa grande monographie des Salpes. L'exemple fourni par le Cérianthe du golfe de Californie montre qu'un type déjà fort évolué, normalement fouisseur et sédentaire, peut s'adapter à la vie pélagique; ce fait, qui n'est pas isolé, prouve une fois de plus combien il faut se défier de ces généralisations hâtives auxquelles les naturalistes se laissent trop souvent entraîner.

Colonne, péristome, tentacules, pharynx.

I. — *Étude morphologique.*

Le Cérianthe a la forme d'un cylindre allongé terminé à l'une de ses extrémités en pointe mousse et présentant à l'autre un nombre plus ou moins considérable d'appendices

(1) ..... the birth place of all animal and plant life lay in the sea (Moseley, **1882**).

appelés *tentacules*. La paroi de ce cylindre est la *colonne*; l'extrémité qui porte la couronne de tentacules entourant l'orifice buccal médian est obturée par un disque qui est désigné sous le nom de *péristome*. Il n'y a point de cône buccal. La pointe mousse opposée à la bouche est percée d'un orifice parfois difficilement visible à l'œil nu; c'est le *pore aboral*.

Les exemplaires du Cérianthe du golfe de Californie fixés à l'état de complète extension (1) ont une colonne qui mesure de 40 à 50 millimètres de longueur et 7 à 8 millimètres de largeur moyenne (fig. 1, pl. 7). Grâce à sa musculature spéciale, la colonne peut prendre des dimensions très variables; ainsi, chez les individus qui ont été tués à l'état de contraction, elle peut se raccourcir de moitié en prenant une largeur plus considérable (fig. 2, pl. 7), les tentacules se comportent de même : ils peuvent réduire beaucoup leur longueur en s'épaississant fortement. A l'état vivant, l'animal est un peu translucide et la colonne laisse voir l'insertion des cloisons à l'intérieur. Elle est incolore, tout comme les tentacules; on observe toutefois, au voisinage de l'extrémité aborale, une légère pigmentation ocre que l'on retrouve à la face interne des tentacules qui entourent la bouche.

Le péristome (fig. 3, pl. 7), déprimé dans la région buccale, offre à considérer deux séries de tentacules : les uns situés autour de l'orifice médian, ce sont les tentacules *buccaux* (*t*); les autres insérés sur le pourtour du sommet de la colonne, ce sont les tentacules *marginaux* (T). Une ouverture médiane allongée, souvent réduite à une simple fente légèrement béante, correspond à la bouche, dont le grand

(1) M. Léon Diguet a réussi à fixer un certain nombre de ces Cérianthes, à l'état d'extension complète, en suivant une technique spéciale qu'il a lui-même imaginée. Il précipite directement ces animaux dans une solution à 1 p. 100 d'oxalate de nicotine où ils s'étalent immédiatement; puis il les met dans une solution de formol à 5 p. 100; il imprime au liquide, pendant quelques minutes, un mouvement de rotation qui maintient les Cérianthes à l'état d'extension.

axe permet d'orienter l'animal. Le péristome, teinté en ocre clair, est parcouru par des sillons radiaires qui délimitent les côtes sur lesquelles s'insèrent les deux ordres de tentacules ; ces sillons qui correspondent, comme on le verra plus loin, aux lignes de soudure des cloisons internes, se continuent intérieurement au-dessous des tentacules buccaux.

Tentacules buccaux. — Ces appendices, de calibre à peu près uniforme dans toute leur longueur (fig. 3, pl. 7, et fig. 13, pl. 8), sont disposés assez régulièrement en deux cycles concentriques ; leur longueur n'est pas uniforme, ceux du cycle externe sont un peu plus longs que les autres. Si l'on considère le plan correspondant au grand axe de l'orifice buccal, on constate qu'il existe dans ce plan un tentacule buccal rudimentaire inséré sur le cercle externe, mais qu'il n'y en a point dans la région opposée. Un certain nombre d'exemplaires possèdent 11 tentacules de chaque côté de ce plan médian, ce qui fait en tout $11 + 1 + 11 = 23$ tentacules buccaux; il y en a parfois 12 d'un côté, 11 de l'autre, en tout $12 + 1 + 11 = 24$; certains autres en ont 12 de chaque côté, soit en tout $12 + 1 + 12 = 25$. Dans le cas de 23 tentacules, il y en a 10 dans le cycle interne, 13 dans le cycle externe.

Dans l'ensemble, ces tentacules alternent régulièrement d'une série à l'autre ; il n'y a d'exception que pour le troisième et le quatrième de chaque côté du plan médian de symétrie, dans la région opposée au tentacule rudimentaire, qui appartiennent, comme ce dernier, au cycle externe.

Tentacules marginaux. — A chaque tentacule buccal, correspond un tentacule marginal ; en outre, le vide dans le cercle des tentacules buccaux ne se retrouve pas dans les tentacules marginaux, de sorte que le nombre de ces derniers est égal au nombre des tentacules buccaux augmenté de un. Toutefois, le tentacule marginal correspondant au tentacule

buccal rudimentaire est notablement plus petit que les autres, de sorte qu'il est toujours facile de retrouver la trace du plan de symétrie, soit dans les tentacules buccaux, soit dans les tentacules marginaux. Les tentacules voisins de ce tentacule marginal médian réduit sont aussi de dimensions moindres que les autres. Les tentacules marginaux sont insérés tous sensiblement sur un même cercle ; en tout cas, la distinction en deux cycles est encore moins nette que pour les tentacules buccaux. Chez les Cérianthes à grand nombre de tentacules, comme chez le *Cerianthus membranaceus* Haime, Faurot n'a pas distingué moins de quatre cycles de tentacules marginaux. Les lignes de séparation des côtes du péristome sur lesquelles sont situés les tentacules se continuent au-dessous de l'insertion de ces derniers et extérieurement à eux ; il en résulte qu'on observe au sommet de la colonne une cannelure d'autant plus nette que l'individu est plus contracté (fig. 1 et 3, pl. 7).

Les tentacules marginaux, qui s'étirent graduellement depuis leur base jusqu'à leur extrémité distale, atteignent jusqu'à 45 et 50 millimètres chez les plus grands exemplaires, de sorte que leur longueur ne diffère pas beaucoup de celle de la colonne à l'état d'extension complète. Sur aucun d'eux, je n'ai observé de pores analogues à ceux que l'on trouve à la face interne des tentacules marginaux du *Cerianthus membranaceus* Haime et du *Cerianthus Lloydii* Gosse.

Si l'on désigne, comme le fait Edouard van Beneden, par T. M. le tentacule marginal médian correspondant au tentacule buccal absent chez le Cérianthe du golfe de Californie, par T_{1g}, T_{2g}... les tentacules marginaux de gauche par rapport au plan de symétrie comptés à partir de T. M.; par T_{1d}, T_{2d}... les tentacules marginaux de droite, et si l'on emploie, pour les tentacules buccaux, les désignations correspondantes avec les minuscules, on voit que la formule tentaculaire moyenne est la suivante :

T_{1g} à T_{12g}	T.M.	T_{1d} à T_{12d}
t_{1g} à t_{12g}	»	t_{1d} à t_{12d}

Le tentacule buccal médian *t.m.* manque constamment; les recherches d'Edouard van Beneden ont montré qu'il en est de même chez le *Cerianthus Lloydii* Gosse.

Pour étudier l'organisation de l'animal, il faut fendre la colonne suivant une génératrice, de façon que la section intéresse le pharynx, et rabattre de chaque côté les bords de la section (fig. 13, pl. 8). La bouche donne accès dans le pharynx qui n'est, en somme, qu'une portion invaginée de la colonne, s'étendant environ sur le tiers antérieur du corps. Comprimé parallèlement au plan de symétrie, il s'élargit graduellement de la bouche vers l'extrémité aborale et présente à considérer deux régions. Les deux tiers environ de sa surface sont pigmentés en ocre comme la face interne des tentacules buccaux et le péristome; le reste, de teinte plus claire, tranche nettement sur l'ensemble.

Au-dessous du cycle interne de tentacules buccaux, on remarque une dépression transversale dont le fond montre une surface bouillonnée limitée par une ligne courbe à convexité tournée vers les tentacules buccaux. Du bord postérieur, part un sillon situé dans un plan qui correspond au tentacule marginal médian T.M. et au tentacule buccal absent. Ce sillon est le *siphonoglyphe* (*sulcus* de Haddon) qui parcourt l'*aire siphonoglyphale* non pigmentée dans toute son étendue. Celle-ci se prolonge en une languette qui s'étend presque jusqu'au milieu de la longueur de la colonne; cette partie du *sulcus* située au delà du bord inférieur du pharynx et qui prend ici un développement inusité et caractéristique, Edouard van Beneden l'appelle l'*hyposulcus*. Les deux parois qui délimitent le siphonoglyphe sont sensiblement parallèles entre elles, comme le montre la figure B (p. 274) qui représente une coupe normale à une ligne joignant le centre de la bouche au centre du pôle aboral et pratiquée un peu au-dessous du bord inférieur du pharynx. A l'extrémité diamétralement opposée au siphonoglyphe, on n'observe pas de sillon semblable-

ment différencié; il n'existe pas en effet de *sulculus* (Haddon) chez les Cérianthides.

Le plan de symétrie est le plan passant par le grand axe de l'orifice buccal et la ligne joignant les centres de figure de ce dernier et du pôle aboral, l'animal étant supposé à l'état de complète extension; ce plan correspond au tentacule marginal médian et au tentacule buccal absent; il est bien indiqué aussi à l'intérieur du corps, comme on le verra plus loin.

Edouard van Beneden considère le disque buccal ou péristome comme face *neurale* ou *dorsale*. La face *ventrale* correspondrait à la portion moyenne de la colonne interposée entre les faces latérales très étendues. Ces dénominations tiennent à ce que le savant zoologiste de Liége rapproche les Cérianthes des larves de Chordés ou d'Annelés, plus spécialement de la larve segmentée de l'*Amphioxus* ou de celle du *Peripatus*. Si l'on suppose, comme le fait cet auteur, que la longueur de l'axe oro-aboral diminue considérablement, on aboutira à une forme discoïdale dans laquelle on pourra distinguer une face supérieure ou dorsale, c'est le péristome, et une face inférieure ou ventrale; c'est sous cet aspect que se présentent certaines jeunes *Arachnactis albida*. On peut, suivant Edouard van Beneden, faire dériver la forme typique des Cérianthides d'une semblable larve discoïdale, si l'on suppose que la face aborale devient de plus en plus étendue en s'écartant de la face dorsale, de façon à devenir conoïde, puis cylindrique. Le corps continuant à s'allonger se transformera en un cylindre à terminaison conique : c'est la forme de la colonne des Cérianthes adultes (1).

(1) « ... Je fus surtout frappé de l'analogie que présente l'organisation et le mode d'accroissement (du *Cerianthus Lloydii*) avec la larve de l'*Amphioxus*, au stade où cette larve présente encore un petit nombre de diverticules cœlomiques.

« Si l'on rapporte au disque buccal d'un Cérianthe la face neurale d'une jeune larve d'*Amphioxus* et si l'on appelle antérieure la loge directrice du Cérianthe, si l'on suppose que la fente blastoporique qui siège, au début, le long de la face neurale de l'*Amphioxus* (Hatschek), au lieu de disparaître

II. — *Structure de la colonne, du péristome, des tentacules et du pharynx.*

La colonne, le péristome et le pharynx sont en continuité absolue ; ces noms correspondent aux diverses régions d'un même ensemble. Les tentacules, tant les marginaux que les buccaux, ne sont eux-mêmes que des évaginations de la paroi du disque buccal ; il n'est donc pas surprenant de voir que toutes ces parties ont, à des différences secondaires près, la même structure.

On distingue, quelle que soit la région étudiée, les trois couches fondamentales : ectoderme, mésoderme et entoderme qu'il convient d'étudier successivement. La délimitation des trois feuillets n'est pas toujours d'une netteté évidente, ce qui explique les divergences des opinions qui ont été émises à ce sujet.

I. **Ectoderme**. — L'ectoderme étudié dans la région moyenne de la colonne (fig. 20 et 21, Pl. 9) offre à considérer une partie externe épithélioïde et une partie profonde, finement réticulée.

A. *Assise épithélioïde*. — L'assise épithélioïde est formée de trois sortes d'éléments : 1° des cellules de soutien ou cellules épithéliales proprement dites ; 2° des cellules glandulaires ; 3° des nématocystes.

prématurément, par soudure de ses lèvres, droite et gauche, persiste jusqu'au moment de la formation du mésoblaste segmenté, l'analogie saute aux yeux.

« La question de savoir si ce rapprochement est fondé sur des rapports morphologiques, ou s'il résulte d'apparences trompeuses, mérite d'être scrutée à fond, car si vraiment la larve segmentée de l'*Amphioxus* peut être ramenée au type du Cérianthe, les Anthozoaires qui s'accroissent exclusivement par leur extrémité postérieure nous fourniraient la solution d'une série de problèmes morphologiques restés jusqu'ici entourés de mystère, et qui ont été l'objet de nombreuses controverses : la composition segmentaire du corps, l'origine de la notochorde, la concrescence prostomienne, trouveraient leur explication dans l'organisation des Cérianthides. Ces considérations m'ont déterminé à m'attacher à l'étude des Anthozoaires en général et des Cérianthides en particulier. » (Edouard van Beneden, 1898.)

Les cellules épithéliales sont grêles, fort allongées, munies d'un plateau court et assez épais ; à leur extrémité distale, elles se continuent par des filaments qui pénètrent dans la couche sous-jacente à laquelle elles sont intimement liées. Les noyaux, de forme comprimée perpendiculairement à la surface libre, sont situés à différents niveaux ; le plus grand nombre d'entre eux sont localisés dans la moitié externe de la couche épithéliale ; quelques-uns cependant se trouvent au voisinage immédiat de la couche fibrillaire sous-jacente.

Les cellules glandulaires (*g*) ont la forme d'outres dont le col plus ou moins allongé et rectiligne vient s'ouvrir à la surface entre les éléments de soutien ; elles sont, pour la plupart, remplies de granulations sphériques dont les unes se teintent fortement par les réactifs nucléaires, tandis que les autres, plus réfringentes, se colorent peu ou point. Ces cellules sont parfois isolées, mais, le plus souvent, groupées par deux ou trois.

Les nématocystes (*n*) sont de formes variées. Les plus nombreux, de beaucoup, ont la forme de boudins plus ou moins arqués et renflés dans leur région médiane, présentant à leur intérieur un fil très fin disposé de façon à constituer un écheveau très serré. D'autres nématocystes beaucoup plus rares, en fuseau, ont leur fil dévaginable enroulé en spires lâches dont les tours ont l'apparence de larges bandes équidistantes qui prennent une coloration intense par les réactifs nucléaires.

B. *Couche nerveuse*. — La couche nerveuse (*c. n*) située immédiatement au-dessous de la précédente est constituée par un réseau très serré de fibrilles extrêmement ténues qui, d'une part, sont en relation avec l'assise épithéliale et qui, d'autre part, se continuent dans la couche musculaire sous-jacente. Les nombreuses ponctuations de ce réseau correspondent sans doute aux coupes de fibrilles sectionnées plus ou moins normalement à leur axe. On n'observe que fort rarement, dans la zone extérieure de l'assise fibreuse, des noyaux qui paraissent appartenir à la couche épithéliale.

Je n'y ai point retrouvé, même dans les tentacules, les cellules sensorielles signalées par les frères Hertwig [**1879**]. Cela tient vraisemblablement à ce que les tissus des animaux étudiés ici n'ont pas été fixés pour des recherches histologiques, mais simplement pour les collections du Muséum, ce qui m'a empêché de recourir aux dissociations qui eussent été fort instructives.

L'ectoderme conserve dans toute son étendue les mêmes caractères généraux; la proportion relative des divers éléments y est toutefois sujette à quelques variations.

Dans le tentacule marginal (fig. 4 et 5, Pl. 7), les cellules de soutien portent des cils très ténus; les cellules glandulaires sont bien plus clairsemées que dans la paroi du corps ; en revanche, les nématocystes, souvent groupés par nids, d'aspect plus varié peut-être, y sont plus largement représentés. Le type prédominant est incontestablement celui (n) dans lequel le fil urticant est enroulé en spire serrée à l'intérieur de la cellule (fig. 10, Pl. 7). Nombreux aussi sont les nématocystes (n') en forme de boudins droits ou arqués dans la partie centrale desquels se voit un bâtonnet qui tantôt est parcouru par une ligne axiale de teinte sombre (fig. 11 et 12, Pl. 7), et tantôt est couvert par les tours de spire plus ou moins serrés du fil urticant (fig. 7, 8, 9, Pl. 7). Le contenu de ces nématocystes est finement granuleux, en général ; j'ai trouvé cependant une de ces cellules (fig. 9, Pl. 7) remplie par de petits corps ovoïdes de taille uniforme. Très fréquemment, ces nématocystes, dont la grandeur est plus considérable que celle des cellules urticantes qui ont l'aspect de tire-bouchons, font saillie à la surface. Il existe enfin quelques rares nématocystes (n'') dont le fil urticant prend la forme d'un écheveau.

Dans les tentacules buccaux, les nématocystes sont relativement moins nombreux que dans les tentacules marginaux, tandis que les éléments glandulaires y sont plus abondants. Les nématocystes diminuent en nombre à mesure qu'on s'éloigne des tentacules buccaux dans la région du

pharynx ; le contraire se produit pour les cellules glandulaires.

En outre, la couche fibrillaire (*c. n*, fig. 5, Pl. 7) est plus épaisse, toute proportion gardée, dans les tentacules que dans la paroi de la colonne (fig. 20, Pl. 9).

Ces variations sont en rapport avec les différentes régions de l'ectoderme. Les tentacules marginaux jouent un rôle des plus actifs dans la capture des proies dont l'animal se nourrit; ils sont très richement armés de nématocystes. En outre, ces appendices sont doués d'une grande sensibilité signalée particulièrement par Heider en 1879 (1). Les Cérianthes ne s'épanouissent guère pendant le jour. Si, pendant la nuit, on concentre avec une lentille la lumière d'une lampe sur la couronne épanouie des tentacules, il se produit aussitôt des mouvements d'impatience qui cessent avec la lente rétraction de l'animal dans son tube. Il suffit de laisser pendre dans l'eau un petit morceau de viande crue pour voir le Cérianthe sortir de son tube quand il y est retiré. Chez un individu conservé dans un aquarium, Heider a constaté une perception très nette des odeurs : tandis que de petits morceaux de viande laissaient l'animal indifférent, des fragments de sole pédieuse d'escargot étaient, au contraire, avidement engloutis.

Le développement des cellules glandulaires dans le pharynx inciterait à penser que ces éléments sécrètent des sucs qui jouent un rôle actif dans la digestion des proies parfois énormes capturées par ces animaux. Mais, d'après les recherches approfondies de F. Mesnil [**1901**] sur l'*Anemonia sulcata* Penn., l'*Adamsia Rondeletti* D. Ch. et l'*Actinia equina* L., il n'y aurait absolument pas de digestion extracellulaire chez les Actinies. Les observations du même auteur ont entièrement confirmé celles de Metchnikoff qui, en 1880, montra que les phénomènes de la digestion chez ces animaux

(1) Ces observations de Heider, publiées en 1879, furent confirmées plus tard par celles de Pollak et Romanes [**1882**], puis par celles de Parker [**1896**].

s'accomplissent à l'intérieur des cellules endodermiques et surtout de celles qui tapissent les filaments mésentériques.

A. von Heider considère le réseau fibrillaire situé sous l'épithélium et constitué par les prolongements ramifiés des cellules épithéliales superficielles, comme servant de support à de fines fibrilles d'où se détacheraient des branches allant, les unes vers la surface, les autres vers le mésoderme. Le faisceau de ces fibres ténues englobées dans le réseau sous-épithélial et celui qui sillonne la mésoglée, relié au précédent par de nombreuses anastomoses transversales, formeraient le système nerveux proprement dit.

Les frères O. et R. Hertwig [**1879**] ont combattu cette opinion en se fondant sur l'examen des résultats positifs fournis par la dissociation. Pour eux, le réticulum sous-épithélial est un enchevêtrement des nerfs les plus fins dans lesquels passent les prolongements des cellules sensorielles.

Je me rallie plus volontiers à la manière de voir des frères Hertwig, d'autant que A. von Heider n'a indiqué aucun caractère propre à ces fibrilles nerveuses permettant de les distinguer du réseau qui les engloberait. L'auteur n'a donné aucun argument probant pour justifier sa conception relative au système nerveux du Cérianthe qui pourrait être modifiée, comme il le disait lui-même, par des recherches ultérieures (1).

II. **Mésoderme.** — Le mésoderme comprend trois parties : la couche musculaire externe, la mésoglée et la couche musculaire interne.

A. *Couche musculaire externe.* — La couche musculaire externe, que certains auteurs veulent rattacher à l'ectoderme, offre une disposition rayonnante typique dans la paroi de la colonne (fig. 20 et 21, Pl. 9). De chaque côté des lames extrêmement minces et assez régulièrement espa-

(1) « Ich glaube zu dieser Annahme berechtigt zu sein, verkenne jedoch nicht, dass weitere Untersuchungen noch Manches daran zu berichtigen haben werden. » (*Loc. cit.*, p. 250.)

cées dépendant de la mésoglée, les fibres musculaires sont rangées suivant le mode penné (fig. 14, Pl. 8); de section elliptique plus ou moins allongée, elles paraissent moins épaisses et moins serrées au voisinage de la couche nerveuse qu'à l'extrémité opposée. La lame mésogléique des feuillets musculaires s'attache d'une part à la mésoglée de la colonne et, d'autre part, aux cellules ectodermiques. On voit, en effet, à tous les niveaux, des prolongements de cette lame traverser le réseau fibrillaire et atteindre la partie basilaire de l'assise épithélioïde. Des fibrilles de la couche nerveuse pénètrent entre les feuillets musculaires; dans les mêmes intervalles, on distingue quelques noyaux reliés entre eux par un réseau très lâche; la plupart d'entre eux sont situés au voisinage de la couche fibrillaire nerveuse (fig. 14, Pl. 8); ils sont très rares dans la région qui confine à la mésoglée. Edouard van Beneden [**1898**], qui les a observés chez le *Cerianthus Lloydii*, pense que ces noyaux se rattachent aux éléments musculaires.

La coupe représentée par la figure 20 (Pl. 9) a été pratiquée vers le milieu de la longueur de la colonne : c'est là que la musculature prend son développement maximum. L'épaisseur de la couche musculaire se réduit graduellement dans la région postérieure pour disparaître au voisinage immédiat du pôle aboral P (fig. 26, Pl. 10), qui ne possède aucune musculature spéciale.

Dans les tentacules (fig. 4 et 5, Pl. 7), la couche musculaire longitudinale (*m. l*) est aussi beaucoup moins importante que dans la colonne; elle se compose de faisceaux qui n'offrent ni la même régularité, ni la même ampleur que dans celle-ci.

Les recherches d'Étienne Jourdan [**1879**] et des frères Hertwig [**1879**] ont fait connaître la nature des fibres musculaires des Actiniaires; longues, effilées à leurs deux extrémités, sans aucune striation, elles sont accolées généralement à une masse protoplasmique granuleuse renfermant un noyau.

B. *Mésoglée.* — La couche mésogléique est extrêmement réduite en épaisseur dans la paroi murale; pas plus dans la colonne que dans les tentacules, je n'y ai trouvé ni cellules ni noyaux. Examinée à un fort grossissement, elle montre dans son épaisseur des fibrilles très minces qui se relient à celles de l'ectoderme. C'est sur cette couche, dont elles émanent, que s'appuient les lames mésodermiques de même nature qu'elle et de chaque côté desquelles sont situées les fibres musculaires longitudinales.

Dans le pharynx, la couche musculaire se réduit très sensiblement; en revanche, la mésoglée y prend une épaisseur un peu plus grande.

C. *Couche musculaire interne.* — Cette couche, beaucoup plus mince que l'autre, ne se compose que d'une rangée de fibres recouvrant intérieurement la mésoglée, sous l'endoderme. Elle est plus facilement discernable sur les coupes longitudinales (fig. 6, Pl. 7) que sur les coupes transversales, à cause de la structure filamenteuse de la mésoglée, dont les éléments se dissocient parfois sous l'action du rasoir.

La double musculature longitudinale et transversale des tentacules permet à ces organes de se contracter tant en longueur qu'en diamètre.

III. **Entoderme.** — L'entoderme forme une couche continue recouvrant la face interne de la colonne et de ses dépendances. Il est presque toujours impossible de distinguer les territoires cellulaires entodermiques. Le protoplasme est presque entièrement condensé sur la face interne, libre, au voisinage de laquelle sont rassemblés la très grande majorité des noyaux. La partie profonde, attenant au mésoderme, est essentiellement vacuolaire (fig. 5, Pl. 7, 20, Pl. 9). Dans la paroi murale, comme dans les tentacules, l'entoderme est d'une grande homogénéité : on n'y distingue ni cellules glandulaires, ni nématocystes.

Une coupe longitudinale et médiane de la partie posté-

rieure du corps (fig. 26, Pl. 10) montre que l'ectoderme, la mésoglée et l'entoderme conservent leur épaisseur relative; c'est la couche musculaire surtout qui est atteinte dans la diminution progressive de l'épaisseur de la paroi murale; il n'y a donc là rien de comparable à un sphincter, contrairement à l'opinion exprimée par J. Haime, à la suite de ses recherches sur le *Cerianthus membranaceus*; les frères Hertwig ont montré que chez ce dernier, pas plus que chez le Cérianthe californien, le pore aboral n'est muni d'aucune musculature spéciale.

Aire siphonoglyphale. — Le sulcus, dont le plan de symétrie coïncide avec celui de l'animal, a une structure spéciale qu'il est nécessaire de mentionner ici.

L'hyposulcus qui le prolonge au-dessous du pharynx est une sorte de gouttière profonde à bords évasés et recourbés en dehors (fig. B, p. 274). Les parois latérales de cette gouttière sont sensiblement parallèles; au fond, on distingue deux sillons secondaires latéraux (fig. 22, Pl. 9). Elle offre à considérer les mêmes couches que la paroi murale. L'épithélium vibratile (fig. 24, Pl. 10) qui la tapisse intérieurement est formé de cellules étroites très longues, munies chacune d'un plateau très net. Les noyaux, de forme allongée dans le sens des cellules, sont presque entièrement localisés dans le premier tiers à partir de la surface, où ils forment une zone très dense. Dans ce premier tiers, se voient également de nombreuses granulations pigmentaires fines (*p*). Débouchant à la surface, de grosses cellules glandulaires en forme de bouteilles (*g*), à col long et étroit, renferment des granulations arrondies qui montrent une grande affinité pour les réactifs nucléaires; elles plongent jusque dans la région moyenne de l'épithélium.

Les deux autres tiers de la partie profonde de ces cellules épithéliales, d'un tissu beaucoup plus lâche, contiennent encore quelques noyaux de forme arrondie dans la région qui confine au mésoderme. Dans la partie profonde des cellules épithéliales, on observe un lacis serré, ponctué, disposé

en une couche mince, tout près du mésoderme : c'est la couche nerveuse (*c.n*). Au voisinage immédiat de celle-ci, on voit, à la base des cellules épithéliales, de fines ponctuations alignées régulièrement et qui correspondent peut-être à une mince couche de fibres musculaires longitudinales.

Cet épithélium cilié a une épaisseur variable dans les différents points d'une même section transversale (fig. 22, Pl. 9). Sur le bord libre évasé, deux sillons opposés l'un à l'autre délimitent un bourrelet à section elliptique qui ressemble fort, par sa constitution, à ceux de même forme qu'on observe sur les cloisons chargées d'éléments sexuels ou cloisons fertiles. Au fond du sulcus, entre les deux sillons latéraux et au-dessus d'eux, la couche épithéliale s'épaissit notablement. Dans la partie évasée, il existe un certain nombre de nématocystes en vis et quelques-uns en boudins, comme dans la couche externe.

La couche mésogléique, avec ses fines fibrilles, vient se terminer, de chaque côté, au fond du sillon qui sépare la couche interne de la couche externe. Les cellules qui bordent ce sillon sont fortement ciliées ; les noyaux, vivement colorés, de forme arrondie, sont plus gros que ceux du reste de l'épithélium.

C'est la même structure que l'on trouve dans le sillon externe des bourrelets du bord libre des cloisons fertiles. Au niveau des sillons latéraux de l'hyposulcus (fig. 22, Pl. 9), là où s'insèrent les lames mésogléiques des cloisons, l'épaisseur de cette couche médiane s'atténue assez fortement, de même que celle de l'épithélium, dont elle suit, du reste, assez fidèlement les variations à ce point de vue.

La couche externe (fig. 24, Pl. 10) qui n'est que la prolongation de l'entoderme des cloisons prend ici le caractère d'une couche épithéliale avec cils vibratiles ; les noyaux se nichent dans la couche périphérique où le protoplasme est plus granuleux et plus dense que dans la partie profonde. Cette couche est assez riche en nématocystes ; sont particulièrement nombreux ceux en forme de boudins arqués, à tige

axiale, à contenu granuleux et à extrémités arrondies, dont une fait généralement saillie à la surface. Quant à la question de savoir si ces nématocystes se sont développés sur place, ou s'ils proviennent, comme Heider [**1879**] l'a suggéré, de cellules ectodermiques qui, après leur transformation, auraient émigré dans l'entoderme, il est assez difficile d'y répondre d'une façon positive. Je n'ai, pour mon compte, trouvé aucune trace de ce déplacement dans les coupes que j'ai examinées ; d'autre part, il faudrait admettre que cette migration n'est pas accidentelle, mais normale, car les nématocystes sont nombreux, non seulement dans l'entoderme du sulcus, mais aussi dans celui des cloisons fertiles.

Cloisons.

I. — *Étude morphologique.*

La cavité générale du corps, circonscrite par la colonne et le disque buccal, est divisée en un certain nombre de loges ou chambres mésentériques (fig. 13, Pl. 2) par des cloisons radiaires qui ont reçu des noms divers : *cloisons mésentériques*, *lames mésentéroïdes*, *septes*, *sarcoseptes*, etc.

Chez les Cérianthes, toutes les cloisons s'insèrent, d'une part, sur la face interne de la colonne et du disque buccal et, d'autre part, sur la face externe du pharynx ; ce sont des cloisons *complètes*, comme les appelle Edouard van Beneden ; leur bord interne, au-dessous du pharynx, est libre et prend diverses configurations suivant l'ordre de la cloison considérée. Il reste au centre une partie indivise que le même auteur désigne sous le nom d'*axentéron* (estomac central de R. Hertwig).

Si l'on considère une coupe faite à peu de distance de l'orifice buccal (*actinostome* de Edouard van Beneden), on voit que les cannelures du pharynx (*actinopharynx* d'Edouard van Beneden) correspondent régulièrement aux loges, les cloisons s'insérant suivant les sillons qui séparent les canne-

lures. La plage épithéliale ciliée et pigmentée correspond au sulcus. En regard, est la loge de multiplication avec les cloisons les plus récemment formées. Sur une coupe (fig. A) pratiquée à un niveau plus éloigné du péristome, on voit que les insertions des cloisons ne sont plus exactement

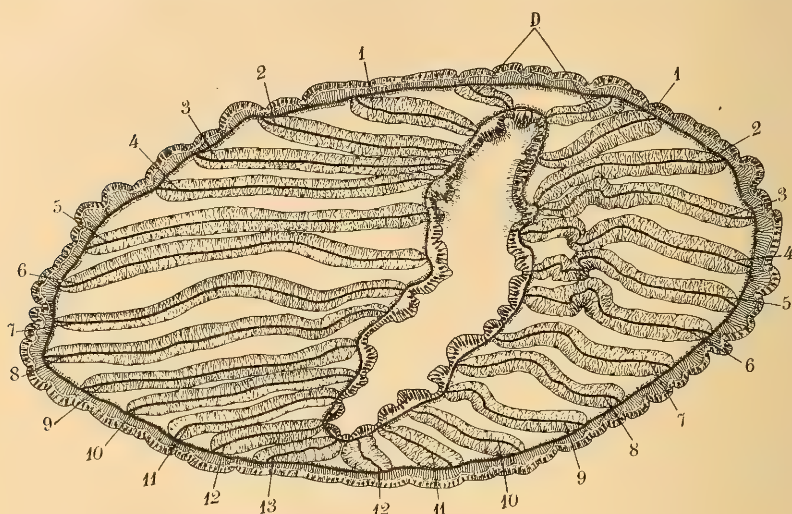


Fig. A. — Coupe transversale pratiquée dans la région moyenne du pharynx. — D, cloisons directrices ; *1*, *2*, *3*, *4*... cloisons des premier, second, troisième, quatrième... couples.

en regard des sillons qui limitent les cannelures ; la plage ciliée correspondant à l'aire siphonoglyphale est beaucoup plus étendue : dix cloisons sur vingt-sept s'y attachent.

Les deux cloisons qui se rattachent au sulcus et plus bas à l'hyposulcus (fig. B, p. 274) sont les *cloisons directrices* ou *cloisons* de *direction* (D). Elles délimitent la loge *directrice* ou loge *médiane antérieure*. On peut, avec Edouard van Beneden, désigner cette loge par M et les cloisons qui la délimitent, à droite et à gauche, par D_d et D_g. Les autres cloisons sont dites *latérales* et seront indiquées suivant leur ordre, à partir des directrices, par les lettres :

C_{1d}, C_{2d}, C_{3d}................ C_{1g}, C_{2g}, C_{3g}.

Si l'on considère comme antérieure la loge directrice, ce sont les cloisons du bord postérieur du pharynx qui sont les plus courtes ; c'est dans cette région que se forment les nouvelles cloisons. Celles-ci, qui apparaissent à la face interne de la paroi du corps, s'étendent peu à peu en se fixant sur le péristome et sur le pharynx ; elles se développent progressivement vers le bas en conservant leurs attaches sur la paroi murale et sur le pharynx.

La loge médiane postérieure diffère donc de toutes les autres en ce que, seule, elle peut se diviser par la formation, à son intérieur, de nouvelles cloisons ; c'est cette particularité qui lui a fait donner, par Carl Vogt, le nom de *loge de multiplication*. A cette exception près, toutes les autres loges ont la même valeur morphologique.

Les frères Hertwig ont montré que l'ordre d'apparition des cloisons varie d'un Hexactiniaire à un autre, parfois même d'une forme à une autre très voisine à tous égards de la première. De nouveaux couples de cloisons peuvent s'intercaler à toutes les phases de l'évolution entre des couples précédemment formés ; l'âge relatif des cloisons ne correspond pas à leur disposition topographique. Chez les Cérianthes, il en est autrement : les cloisons sont d'autant plus anciennes qu'elles se rapprochent plus des cloisons directrices. Il n'y a d'exception à cette règle que pour ces cloisons directrices qui se forment en troisième lieu. L'ordre d'apparition des cloisons est donc le suivant :

C_{1g} et C_{1d}, C_{2g}, et C_{2d}, D_g et D_d, C_{3g} et C_{3d}, C_{4g}, et C_{4d}, etc.

Les cloisons directrices (D) qui s'attachent au sulcus s'avancent dans le type étudié ici assez loin du côté du pôle aboral, beaucoup plus que chez les Cérianthes tubicoles et sédentaires, notamment que chez le *Cerianthus membranaceus* Gmelin.

Les cloisons du premier couple ont, chez les Cérianthaires, des caractères tout à fait spéciaux. Chez le *Cerianthus membranaceus*, par exemple, elles se prolongent jusqu'au voisi-

nage du pôle aboral, formant ce que Jules Haime a appelé la *gouttière lamellaire impaire* (continuirliche Septen de von Heider). Ce sont elles qui apparaissent les premières ;

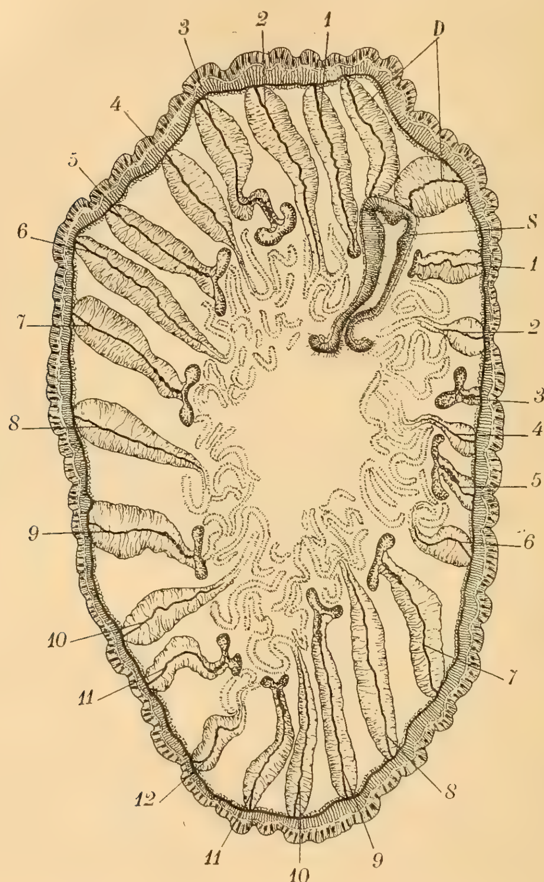


Fig. B. — Coupe transversale faite dans la région moyenne de l'*hyposulcus*. — D, cloisons directrices ; S, siphonoglyphe (*hyposulcus*) ; *1, 2, 3, 4*... cloisons des premier, second, troisième, quatrième... couples.

Edouard van Beneden les nomme pour cette raison *cloisons primitives*.

Chez le Cérianthe californien étudié ici, on doit remarquer, à la différence de ce qu'on observe chez le *Cerianthus membranaceus* :

1° Que ces cloisons se terminent assez loin du pôle aboral, dont elles s'approchent moins que certaines cloisons fertiles telles que C_3 et C_5 (fig. 13, Pl. 8 et fig. C, p. 277);

2° Qu'elles se distinguent de toutes les autres par leur bord libre. Jusqu'au milieu environ de leur longueur au-dessous du point où elles se détachent du sulcus, leur bord libre présente deux bourrelets séparés par une gouttière médiane, pigmentés en brun, semblables à ceux que l'on observe sur les cloisons fertiles. A ce niveau est une sorte d'appendice en forme de saucisse constitué par le pelotonnement de l'entéroïde. Sur le reste de leur longueur, le bord libre est mince et simple, comme au-dessous des entéroïdes des cloisons stériles. Ces cloisons (C_1) ont donc des caractères mixtes quant à leur bord libre et elles sont stériles. Elles présentent çà et là dans leur épaisseur des nématocystes en forme de boudins arqués analogues à ceux qui sont représentés dans les figures 7 et 8 (Pl. 7).

Les cloisons stériles C_2 qui viennent ensuite ont également, chez les Cérianthes, des caractères qui les distinguent des autres. Chez la plupart des larves, elles n'obéissent pas à la loi de décroissance de longueur des cloisons : elles sont souvent plus courtes que celles de la quatrième paire, alors qu'elles seraient plus longues si les choses étaient conformes à la loi de décroissance des cloisons. Ici, elles ont, à très peu de chose près, la même longueur que celles de la quatrième paire.

Faurot a montré, dès 1892, que chez les *Cerianthus membranaceus* Gmelin, les cloisons peuvent se grouper par quatre. Chaque groupe ou *quatrosepte* se compose de deux cloisons fertiles et de deux cloisons stériles ; il y a une cloison fertile longue et une courte, une stérile longue et une stérile courte dans chaque quatrosepte, les stériles étant d'ailleurs beaucoup plus courtes que les fertiles. Faurot composait d'abord ainsi le premier quatrosepte : D, C_1, C_2, C_3. Il a reconnu plus tard [**1895**] que les trois premières cloisons échappaient à ce groupement, surtout

en ce qui concerne la loi des longueurs relatives des cloisons.

Edouard van Beneden [**1898**] a adopté la manière de voir de Faurot, en ce qui concerne le *Cerianthus Lloydii* Gosse, chez lequel les quatroseptes sont également évidents; il admet avec Faurot que le premier quatrosepte commence avec la cloison fertile C_3. Mais, tandis que chez le *Cerianthus membranaceus*, il existe deux ordres de cloisons stériles et deux ordres de cloisons fertiles, chez le *Cerianthus Lloydii*, toutes les cloisons fertiles se rapportent à un seul ordre de cloisons décroissantes; il n'y a pas d'alternance de longueur. Chez ce Cérianthe, il n'y a, en somme, de quatroseptes que par suite de la présence de deux ordres de sarcoseptes stériles.

Le *Cerianthus Lloydii* diffère encore à un autre point de vue du *Cerianthus membranaceus*. Chez ce dernier, un seul couple de cloisons (C_1) atteint le pôle aboral. Chez le *Cerianthus Lloydii*, les cloisons C_3, C_5, C_7, C_9 et même C_{11} ont à peu près la même longueur que C_1. Entre C_{11} et C_{13}, la différence est considérable; puis la décroissance devient régulière et plus rapide à partir de C_{13}. Ainsi, chez le *Cerianthus Lloydii*, il y a aussi deux ordres de cloisons fertiles, mais celles-ci se divisent en deux séries : l'une, celle des fertiles longues, s'étend de C_1 à C_{11}, l'autre, celle des courtes, comprend toutes les fertiles à partir de C_{13}.

Les trois premiers couples de cloisons qui n'obéissent pas à la loi des quatroseptes, Edouard van Beneden les appelle cloisons *préquatroseptales*. D'après les recherches de cet auteur sur l'*Arachnactis albida*, le mode de formation de ces cloisons est tout différent de celui des quatroseptales. Celles-ci naissent par couples dans la loge de multiplication; ce n'est pas le cas pour les premières.

Dans son étude du *Cerianthus membranaceus*, Faurot a fait remarquer que le groupement quatroseptal se retrouve dans l'arrangement des tentacules : chez les adultes, les tentacules marginaux sont disposés en quatre cycles concen-

triques ; dans chaque quatrosepte, il y a un tentacule dans chacun des cycles. Les tentacules correspondant à la loge

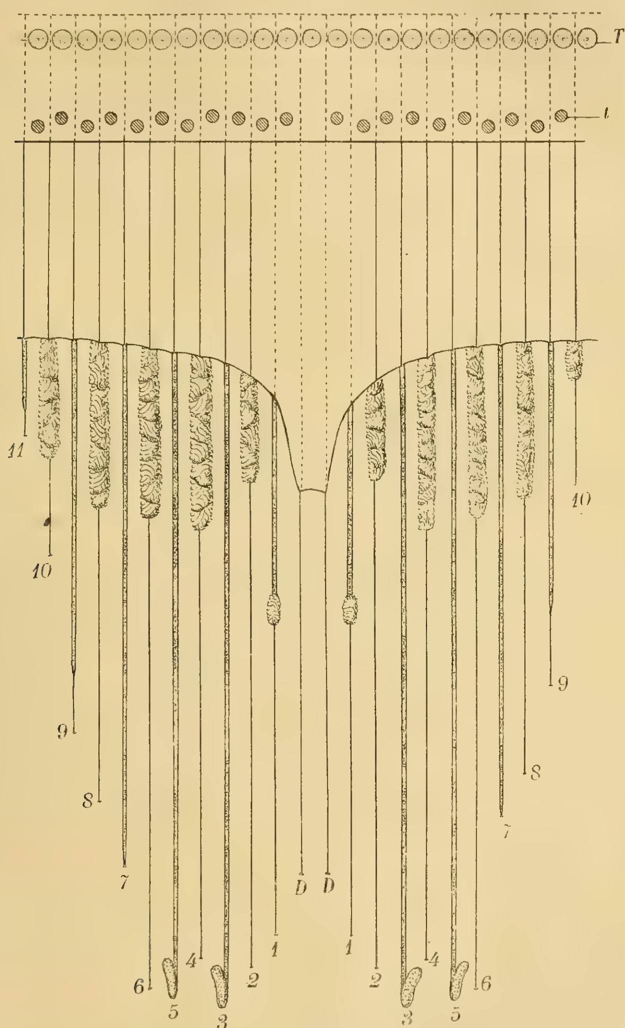


Fig. C. — Diagramme représentant la disposition des tentacules et des cloisons. — T, tentacules marginaux ; *t*, tentacules buccaux ; *1*, *2*, *3*, *4*... cloisons des premier, second, troisième, quatrième... couples.

médiane antérieure et aux deux voisines de chaque côté ne suivent pas la loi qui règle la disposition cyclique de tous

les tentacules quatroseptaux. En ce qui concerne les tentacules labiaux, Faurot n'a pu leur reconnaître une disposition cyclique régulière.

Chez le *Cerianthus Lloydii*, Edouard van Beneden n'a trouvé que trois cycles de tentacules marginaux, comme c'est le cas chez le *Cerianthus membranaceus* avant le complet développement. En revanche, les tentacules labiaux montrent chez cette espèce un arrangement quatroseptal tout aussi net que celui des tentacules marginaux. Le tentacule labial correspondant à la loge médiane antérieure manque toujours chez le *Cerianthus Lloydii* ; les tentacules des deux loges voisines n'offrent pas la même disposition que ceux des quatroseptes.

Chez aucune des larves recueillies par le « National », Edouard van Beneden n'a trouvé trace de ce groupement par quatre qui n'apparaît sans doute que tardivement dans le cours du développement, mais qui n'en est pas moins un des traits caractéristiques des Cérianthides.

Chez le Cérianthe californien, rapporté par M. Léon Diguet, les cloisons possèdent des caractères différents de ceux des formes sédentaires étudiées jusqu'ici :

1° Les cloisons D qui supportent le sulcus sont relativement très développées ; ce caractère se retrouve chez presque toutes les larves de la « Plankton-Expedition ». Le bord libre des cloisons D est ici simple et non pigmenté ; il a le même aspect que le reste de la surface ;

2° Sur les cloisons stériles C_2, le bourrelet entéroïde s'arrête un peu au-dessus du niveau où se termine le sulcus ; le bord libre, mince comme celui des autres cloisons stériles, se prolonge plus loin que C_1 vers le bas.

A partir de C_2, les cloisons fertiles et les cloisons stériles alternent régulièrement.

3° Les cloisons fertiles C_3 et C_5 méritent aussi une mention spéciale, à cause de leur longueur qui est maxima dans le Cérianthe étudié ici, et du petit renflement en forme de saucisse qu'elles portent près de leur extrémité aborale et

qu'on ne retrouve nulle part sur les autres cloisons; le double bourrelet pigmenté s'arrête seulement au niveau de l'insertion de ce renflement marginal et terminal (fig. 29, Pl. 8, et fig. 13, Pl. 10). Ce développement des cloisons C_3 et C_5 s'observe chez certaines formes larvaires de la « Plankton Expedition ».

4° Les cloisons C_6 sont un peu plus courtes que C_5, mais un peu plus longues que C_4.

A partir de C_7, on remarque une inégalité très nette entre les deux cloisons d'un même couple, stérile ou fertile; les cloisons du côté droit l'emportent en longueur sur celles du côté gauche. Ces différences s'expliquent par le fait que les deux cloisons d'un même couple n'apparaissent jamais simultanément, mais successivement, celle de droite se montre un peu avant celle de gauche. Cette inégalité d'âge est décelée à tous les stades de l'évolution, par le plus grand développement de la cloison droite d'un couple quelconque. Il y a pour chaque couple une période pendant laquelle la cloison droite existe seule. Cela explique aussi pourquoi le nombre des cloisons est tantôt pair, tantôt impair, suivant le stade d'évolution de l'individu considéré.

En somme, les couples D, C_1, C_3 et C_5 ont chacun une physionomie spéciale qui les distingue de tous les autres. C_2 ne diffère par aucun trait essentiel des autres cloisons stériles.

Quant à la disposition quatroseptale de Faurot, elle n'est pas ici d'une évidence frappante. Le groupe C_3, C_4, C_5, C_6 peut cependant constituer un premier quatrosepte avec deux longues cloisons fertiles et deux courtes stériles; les deux fertiles offrant le même développement, les stériles étant légèrement inégales. Les cloisons C_7, C_8, C_9, C_{10} formeraient un second quatrosepte plus ou moins asymétrique, où la longueur des cloisons diminue assez rapidement de la cloison fertile C_7 à la cloison stérile C_{10}.

Si l'on compare le diagramme du Cérianthe dont il est question ici (fig. C, p. 277) à celui qui a été donné par Faurot pour le *Cerianthus membranaceus*, on voit que :

1° Le groupe des trois couples D, C_1, C_2 est complètement différent dans les deux types;

2° Chez le *Cerianthus membranaceus*, le couple C_1, de beaucoup le plus long, s'étend jusqu'au voisinage du pôle aboral; C_2 est très court et, à partir de C_3, la décroissance est très régulière d'un quatrosepte à l'autre, à mesure qu'on s'éloigne de C_2. Il en est tout autrement dans le type décrit ici.

Les divergences entre ce type et le *Cerianthus Lloydii* ne sont pas moins nettes.

1° Pour les trois couples D, C_1, C_2, les différences sont du même ordre que par rapport au *Cerianthus membranaceus*.

2° Chez le *Cerianthus Lloydii*, comme chez le Cérianthe de Californie, il n'y a pas une décroissance brusque et considérable de longueur des cloisons à partir de C_1; mais les caractères du premier quatrosepte sont complètement différents dans les deux formes, surtout en ce qui concerne C_3 et C_5.

Cependant le *Cerianthus Lloydii* s'éloigne moins de l'espèce californienne que le *Cerianthus membranaceus*. Edouard van Beneden a également signalé chez le premier l'asymétrie frappante des couples de cloisons les plus courtes et aussi les plus récentes. Il n'existe vraisemblablement pas ici un stade de régularisation des longueurs analogue à celui qu'on observe chez les Hexactiniaires, pour l'uniformisation de taille et de disposition des six premières paires de cloisons du premier cycle.

II. **Structure des cloisons.** — Les figures 20 (Pl. 9) et 27 (Pl. 10) montrent comment les cloisons se rattachent, d'une part à la colonne, d'autre part au pharynx. La lame mésodermique axiale de la cloison est tendue entre les couches mésodermiques de la paroi murale et du pharynx. L'entoderme de l'une comme de l'autre se continue sans interruption dans les couches entodermiques qui constituent presque la totalité de l'épaisseur de la cloison; cette épaisseur, à peu près uniforme dans toute l'étendue de la

cloison, diminue beaucoup au niveau des insertions, surtout du côté de la paroi murale (fig. 20, Pl. 9).

Les deux assises entodermiques si épaisses se composent d'un tissu extrêmement lâche, où la séparation des cellules manque absolument de netteté. Les noyaux, de forme arrondie, de petite taille, sont tous localisés à la périphérie, au voisinage de la membrane d'enveloppe. Entre celle-ci et la lame mésogléique, il existe des travées qui se ramifient au voisinage de la surface libre, de façon à dessiner un réseau très irrégulier un peu plus serré, dans les mailles duquel se nichent les noyaux. Nulle part, on n'observe de fibres musculaires dans ces cloisons, tandis que A. von Heider [**1879**], O. et R. Hertwig [**1879**], Danielssen [**1888**], Mac Murrich [**1890**], Carlgren [**1893**], Edouard van Beneden [**1898**] ont mentionné la musculature des cloisons, chez les diverses espèces de Cérianthes qu'ils ont étudiées.

Jusqu'au bord inférieur du pharynx, toutes les cloisons présentent la structure aréolée dont il vient d'être question. A partir de là, il est nécessaire de distinguer les deux sortes de cloisons : les cloisons stériles et les cloisons fertiles.

A. **Cloisons stériles**. — Dans la partie des cloisons stériles située au-dessous du pharynx, il y a deux régions à considérer : 1° la région supérieure, sur le bord de laquelle est situé l'entéroïde ; 2° la région inférieure, au-dessous de ce dernier.

Les entéroïdes (fig. 13, Pl. 8) sont formés par le pelotonnement du bord libre et épaissi de la cloison. Les bourrelets volumineux rétrécissent singulièrement la lumière de la cavité centrale ou axentéron, comme le montre la coupe représentée figure B (p. 274), où ils se trouvent coupés suivant les orientations les plus diverses. L'ouverture du sulcus seule fait saillie dans cette zone entéroïdienne.

La structure de l'entéroïde ne diffère pas sensiblement de celle du double bourrelet qui caractérise le bord libre des cloisons fertiles et qui sera étudié plus loin en détail.

La lame de mésoglée s'étend dans toutes ces ondulations marginales des cloisons; l'épithélium cilié qui la recouvre, que von Heider considère comme ectodermique, renferme de nombreuses cellules glandulaires, des nématocystes et des amas de granulations pigmentaires.

B. **Cloisons fertiles**. — Les cloisons fertiles se distinguent nettement des stériles en ce qu'elles sont dépourvues d'entéroïdes et que leur bord libre dédoublé présente deux bourrelets renflés, pigmentés en brun et séparés par une gouttière médiane; cette particularité permet de discerner immédiatement les deux ordres de cloisons dans une coupe transversale pratiquée au-dessous du niveau où se terminent les entéroïdes (fig. 28, Pl. 10). Le Cérianthe californien est, comme la plupart de ses congénères, hermaphrodite (le *Cerianthus americanus* L. Agassiz et le *Cerianthus Vogli* Danielssen seuls sont dioïques).

Si l'on étudie l'une de ces cloisons par transparence, après coloration au carmin aluné ou à la cochenille alunée, on remarque que dans la partie supérieure de la cloison (fig. 16, Pl. 8), les vésicules mâles prédominent largement, tandis que dans la partie inférieure (fig. 17, Pl. 8), les ovules sont relativement beaucoup plus nombreux. Dans la première, là où les vésicules mâles, de forme et de dimensions fort variées, sont très serrées et les ovules rares, la cloison reste plane; dans la seconde, là où les ovules se développent surtout et deviennent plus volumineux que les vésicules mâles, la zone voisine du bord libre s'ondule; les boursouflures gorgées de cellules sexuelles tranchent par leur couleur claire sur le reste de la cloison, ce qui sépare très nettement au premier coup d'œil les cloisons fertiles des cloisons stériles. Au-dessous du point où les deux bourrelets se fusionnent pour former un bord libre unique, comme dans les cloisons stériles, les éléments génitaux disparaissent complètement.

Si l'on examine à un grossissement moyen une coupe trans-

versale faite dans la région qui porte les cellules sexuelles (fig. 23, Pl. 9), on voit qu'elle est plus ou moins comprimée par rapport à la zone externe de la cloison fertile dépourvue d'éléments reproducteurs. L'entoderme y conserve la même physionomie que dans le reste de la cloison, mais il est beaucoup plus serré; les noyaux, de taille réduite, sont beaucoup moins clairsemés que dans la portion épaisse. En outre, il existe dans cette partie de nombreux nématocystes en forme de saucisse, appartenant tous à un type plus ou moins semblable à celui qui est représenté figure 7 (Pl. 7). Le fil urticant, situé dans l'axe de la cellule et participant à sa courbure, présente une strie médiane très nette. Ces nématocystes (*n*) sont orientés dans tous les sens, comme le montre la coupe transversale d'une cloison fertile (fig. 23, Pl. 9).

La lame mésogléique se continue dans le plan médian de la portion rétrécie de la cloison qui porte les éléments reproducteurs et enveloppe ces derniers. En aucun point de cette lame, ni dans la colonne, ni dans les cloisons, je n'ai vu les cellules qui y ont été signalées par divers auteurs, notamment par A. von Heider [**1879**] et par les frères Hertwig [**1879**]. Si, comme le pensait von Heider, ces cellules migratrices correspondaient à un stade jeune des éléments sexuels, leur absence s'expliquerait chez des individus parvenus à l'état de maturité sexuelle. Mais, d'une part, cette couche mésogléique est partout d'une minceur extrême chez le Cérianthe californien; d'autre part, O. et R. Hertwig, chez le *Cerianthus solitarius* Rapp, et Edouard van Beneden, chez le *Dactylactis armata*, affirment que les ovules ont une origine nettement entodermique. On sait que cette question de l'origine des éléments sexuels chez les Cœlentérés a donné lieu à de nombreuses controverses; elle présente, dans beaucoup de cas, de très grandes difficultés.

Les vésicules mâles (*vs*) ont la forme de sacs avec une couche pariétale à gros noyaux, formée par les cellules mères des spermatozoïdes. Au centre sont les spermatozoïdes

complètement développés, avec leur flagellum très long et très ténu. Quelques-unes de ces poches sont ouvertes latéralement pour donner passage à un faisceau de spermatozoïdes disposés parallèlement les uns aux autres et sur le point de quitter leur lieu d'origine. Les ovules (*ov*), de taille et de développement variés, s'entremêlent sans régularité à ces vésicules mâles, souvent intercalés entre deux d'entre elles ou se développant à côté de l'une d'elles, toujours à l'intérieur de la mésoglée qui se dilate par endroits pour incorporer les éléments reproducteurs. On trouve parfois dans les coupes (fig. 23, Pl. 9) des ovules qui sont sortis de la mésoglée et ont cheminé jusqu'au voisinage immédiat de la surface de la cloison, prêts à être évacués.

Il n'y a rien ici qui rappelle le « Fadenapparat » décrit par O. et R. Hertwig [**1879**] chez la *Sagartia parasitica*, et par R. Hertwig [**1882-88**] chez le *Corallimorphus rigidus*, l'*Halcampa clavus* et l'*Aulorchis paradoxa*. Si l'on considère un de ces ovules en voie de développement (fig. 18, Pl. 8), on constate que, sous l'enveloppe mésogléique, il existe une membrane assez épaisse, d'apparence fibrillaire. Le protoplasme, très granuleux, renferme quelques vacuoles claires à la périphérie; le noyau, relativement volumineux paraît être formé par une substance homogène avec de fines ponctuations; le nucléole sphérique se colore d'une façon intense par les colorants nucléaires. Les ovules parvenus au terme de leur développement mesurent de 210 à 230 μ dans leur grand axe (fig. 19, Pl. 8). Les produits génitaux tombent dans la cavité générale où a lieu la fécondation. Bien que l'état de maturité sexuelle fût atteint chez plusieurs individus, je n'ai point trouvé d'embryons à leur intérieur, ni dans les dissections, ni dans les coupes.

Le bord libre des cloisons fertiles (*cf*, fig. 28, Pl. 10) mérite une mention spéciale. Il offre, dans toute la longueur de la région occupée par les ovules et les spermatozoïdes, une rigole médiane limitée de chaque côté par un bord renflé. Le tout est fortement pigmenté et cilié. La lame

mésodermique se dédouble en deux autres qui restent parallèles à la gouttière et vont se terminer au-dessous des renflements marginaux. Vu à un plus fort grossissement (fig. 25, Pl. 10), ce renflement présente une section elliptique séparée par un étranglement marqué du bord libre de la gouttière et du bord externe de la cloison. Il est tapissé par un épithélium cilié dont les plateaux très courts se présentent comme autant de ponctuations fines dans les coupes. Les noyaux de ces cellules épithéliales sont situés à divers niveaux ; les membranes cellulaires ne sont nulle part apparentes ; il est vrai que toute cette couche épithéliale est pourvue de nombreuses granulations qui donnent au bord libre de la cloison une couleur brun foncé. La région centrale du renflement contient aussi quelques noyaux épars ; les divisions cellulaires n'y sont pas plus nettes. Les nématocystes, et particulièrement ceux qui ont leur fil urticant en tire-bouchon (n), sont excessivement nombreux. On y distingue également un grand nombre de cellules glandulaires en forme d'outres et qui, parfois isolées, parfois aussi groupées, sont remplies de corps sphériques de dimensions variées, se colorant fortement par les réactifs nucléaires (g, g'). Certaines d'entre elles (g'') ont un contenu granuleux très fin avec un noyau bien apparent. Comme on le voit, le bord libre des cloisons fertiles a une structure très semblable à celle de l'ectoderme de la colonne du péristome et du pharynx dont il n'est vraisemblablement que le prolongement, comme A. von Heider l'a montré.

Au niveau de l'étranglement externe, on observe dans les coupes transversales (fig. 25, Pl. 10) une plage en fer à cheval nettement délimité, dont le protoplasme est granuleux, et les noyaux, assez serrés les uns contre les autres, sont beaucoup plus gros que ceux du reste du renflement marginal. On n'aperçoit pas trace de séparation des cellules dans cette zone fortement ciliée dont on peut se demander le rôle.

Position systématique. — Conclusions.

Le Cérianthaire du golfe de Californie décrit dans ce mémoire présente tous les caractères d'une forme qui, normalement sédentaire, s'est adaptée à la vie pélagique. L'absence de coloration, la translucidité des tissus chez l'animal vivant, le moindre développement des cellules glandulaires dans la paroi du corps, montrent en particulier que cet actiniaire a abandonné la vie tubicole pour mener une existence indépendante dans les eaux marines.

Par sa morphologie et aussi par certains traits de sa structure, il a une physionomie spéciale et une place à part parmi les espèces adultes décrites jusqu'ici. Par ses dimensions et par le nombre relativement faible de ses tentacules, il se classe dans les formes naines du groupe, parmi lesquelles on peut citer le *Cerianthus oligopodus* Cerfontaine [**1891**], du golfe de Naples (pointes de Pausilippe), qui mesure de 15 à 25 millimètres de longueur et compte en général 19 tentacules marginaux. Chez les géants des Cérianthaires, la colonne peut atteindre au moins 20 centimètres de longueur et le nombre des tentacules peut dépasser de beaucoup la centaine.

Mais de tous les Cérianthaires connus jusqu'à ce jour, c'est incontestablement des formes larvaires décrites par Édouard van Beneden sous le nom de *Dactylactis* que se rapproche le plus la forme dont il est question ici.

L'absence de cône buccal, l'insertion *terminale* et non *latérale* des tentacules marginaux, l'absence de pores, tant au sommet que sur les faces internes des tentacules, la disposition des appendices buccaux, la largeur relativement beaucoup plus grande que chez les autres Cérianthes des cloisons directrices, le maximum de longueur réalisé dans les cloisons fertiles du troisième couple, le développement de l'hyposulcus, la structure histologique de la paroi de la colonne, celle des cloisons, accusent nettement la parenté

étroite qui existe entre le Cérianthe californien et le genre *Dactylactis*. La comparaison du diagramme donné par Edouard van Beneden pour le *Dactylactis armata*, par exemple, avec celui qui est figuré ici (p. 277), est à ce point de vue particulièrement édifiante.

Les différences sont toutes de détail et ne concernent que des caractères qui sont rien moins que constants chez les diverses formes larvaires rapportées au genre *Dactylactis*. On ne constate point, en effet, chez le Cérianthe du golfe de Californie la singularité de structure de l'ectoderme dans les tentacules du *Dactylactis armata* et du *Dactylactis digitata* ; mais on sait que cette particularité ne se retrouve point chez le *Dactylactis inermis*. Les cloisons du troisième couple, chez ces formes larvaires, sont munies d'aconties qui n'existent pas chez le Cérianthe californien ; mais chez celui-ci, on observe, à la même place, à l'extrémité inférieure, une formation spéciale qui est peut-être à considérer comme équivalente.

En somme, à des différences secondaires près, il paraît hors de doute que le Cérianthe rapporté par M. Léon Diguet doit être rangé dans le genre *Dactylactis* créé provisoirement par Edouard van Beneden pour certaines formes larvaires recueillies par le « National ». Je me fais un devoir de dédier au savant zoologiste belge, qui a si fortement contribué à étendre nos connaissances sur les Anthozoaires, cette nouvelle espèce qui sera le *Dactylactis Benedeni*.

Ce genre *Dactylactis* se trouve caractérisé par l'absence de cône buccal, le nombre relativement peu élevé des tentacules marginaux qui forment un cercle unique et dont l'insertion est terminale, la longueur des cloisons directrices et par le fait que les cloisons les plus longues sont, non pas celles du premier couple, mais celles du troisième (et du cinquième chez le *Dactylactis Benedeni*).

On sait que chez les Cérianthaires, le développement relatif des directrices et des cloisons les plus voisines a une haute importance. Il n'est donc pas sans intérêt de remar-

quer ici que chez les *Peponactis*, les cloisons directrices, celles des troisième et cinquième couples présentent également un très grand développement; chez les *Hensenanthula*, les cloisons directrices sont également fort longues et ce sont les cloisons du troisième couple qui sont le plus développées ; tandis que chez les *Ovactis*, *Solasteractis*, *Apiactis*, *Cerianthula* et *Calpanthula*, ce sont les cloisons du premier couple qui, comme chez les Cérianthes, sont les plus longues.

Dans la préface à l'étude des « Anthozoaires de la « Plankton-Expedition », Edouard van Beneden dit qu'après ses recherches sur le *Cerianthus Lloydii*, il avait espéré trouver quelque forme pélagique présentant à la fois les caractères des Scyphozoaires et des Métazoaires et établir clairement que les Métazoaires segmentés peuvent dériver d'un type d'Anthozoaire qui ne serait pas éloigné des Cérianthes. Mais si les résultats de l'expédition du « Plankton » n'ont pas fourni l'argument décisif attendu par le savant belge, ils ont fait connaître, en revanche, de nombreuses et curieuses formes larvaires de Cérianthes dont l'existence n'était certainement pas soupçonnée dans la faune pélagique de l'Atlantique.

Les formes larvaires recueillies par le « National » prouvent l'existence, dans l'Atlantique, de toute une série de Cérianthaires inconnus à l'état adulte ; le *Dactylactis Benedeni* du Pacifique vient s'ajouter à cette liste.

Il ne serait pas surprenant que, parmi ces larves, les unes s'enfoncent à un certain stade de leur développement pour aller se fixer au fond de la mer, tandis que les autres continuent à vivre dans les couches superficielles pendant toute leur existence ; le *Dactylactis Benedeni* et celui décrit par Verrill [1898] sous le nom de *Dactylactis viridis* et qui a été trouvé par l' « Albatross » en plusieurs stations, nageant librement dans le Gulf Stream, parlent en faveur de cette manière de voir. Il y aurait deux groupes à distinguer parmi les Cérianthaires : les uns, sédentaires et tubicoles

comme les *Cerianthus* et peut-être aussi les *Solasteractis*, *Apiactis*, *Cerianthula* et *Calpanthula*, les autres, pélagiques et libres, comme les *Dactylactis* et peut-être aussi les *Peponactis* et les *Hensenanthula*. Les études futures du Plankton — et surtout du Plankton *spanipélagique* de Häckel — qui nous réservent encore tant de surprises, nous fixeront sans doute quelque jour sur la valeur de cette hypothèse.

15 novembre 1903.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Agassiz (A.), On *Arachnactis brachiolata*, a species of floating *Actinia* found at Nahant, Massachusetts. *Journ. of the Boston Soc. of nat. Hist.*, vol. VII, p. 525-531. **1863**

— Sur le développement des tentacules des Arachnactis et des Edwardsies. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, t. II, p. xxxviii-xl. **1873**

Andres (A.), Le Attinie. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, IX Monographie, 459 p., 13 pl., 78 fig. dans le texte. **1884**

Beneden (Ed. van), Recherches sur le développement des Arachnactis. *Arch. de biol.*, t. XI, p. 115-146, 2 fig., pl. 3-5. **1891**

— Recherches sur le développement des Arachnactis. — Contribution à la morphologie des Cérianthides. *Bull. de l'Acad. roy. des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, 3e série, t. XXI, p. 179-214, 4 pl. **1896**

— Les Anthozoaires de la « Plankton-Expedition », 222 p., 16 pl., 1 carte, 59 fig. dans le texte. Kiel et Leipzig. **1898**

Boveri (Th.), Ueber Entwicklung und Verwandtschaftbeziehungen der Aktinien. *Zeitsch. für wissensch. Zoologie*, Bd XLIX, Taf. XXI-XXIII, p. 461-502. **1890**

Brooks (W.K.), The genus *Salpa*, a Monographie (with a supplementary paper by Maynard M. Metcalf). *Mem. Biol. Lab. John Hopkins Univ.*, vol. II, p. 396, 28 fig., 57 pl. **1893**

Carlgren (O.), Zur Kenntniss der Septenmuskulatur bei Ceriantheen und der Schlundrinnen bei Anthozoen. *Ofvers. af Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl.*, t. L, p. 239-247, 2 fig. dans le texte. **1893**

Cerfontaine (P.), Notes préliminaires sur l'organisation et le développement des différentes formes d'Anthozoaires. *Bull. de l'Acad. roy. des sciences, lettres et beaux-arts de Belgique*, 3e série, t. XXI, p. 25-39, 2 pl. **1891**

Chiaje (St. delle), Memoria sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli, pl. LXXXII, fig. 6, pl. CIII, fig. 8. **1829**

— Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore, t. IV, p. 124. **1841**

Chun (C.), Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. *Bibliotheca zoologica*, Bd I, p. 1-66, 5 pl. **1888-89**

Chun (C.), Die pelagische Thierwelt in grossen Meerestiefen. *Verhandl. der Gesellsch. deut. Naturf. und Ærzte*. Bremen, p. 69-85. 1890
— Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. *Festschr. Leuckart*, p. 77-108, 3 fig., pl. IX-XIII. 1892
Danielssen (D. C.), *Cerianthus borealis*, Bergens Mus. Aarsberet, 12 p., 1 pl. 1888
Faurot (L.), Sur le développement du *Cerianthus membranaceus*. *Bull. de la Soc. zool. de France*, t. XVII, p. 238. 1893
— Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, 3e série, t. III, p. 43-262, 12 pl., 29 fig. dans le texte. 1895
Fischer (P.), Sur la disposition des tentacules chez les Cérianthes. *Bull. de la Soc. zool. de France*, t. XIV, p. 24-27, 2 fig. 1889
Forbes (E.), On two remarquable Marine Invertebrata inhabiting the Œgean Sea. *Ann. and Magaz. of Nat. history*, vol. VIII, p. 242-245, pl. VIII, fig. 1-5. 1842
Gosse (P.H.), Actinologia britannica. A history of the british Sea-Anemones and Corals, 362 p., 12 pl. color. London. 1860
Hæckel (E.), Plankton-Studien. *Jenaische Zeitsch. für Naturwiss., neue Folge*, Bd XVIII, p. 232-337. 1891
— Plankton-Composition. *Id.*, Bd XX, p. 559-566. 1892
Haime (J.), Mémoire sur le Cérianthe (*Cerianthus membranaceus*). *Ann. des Sc. nat., Zool.*, 4e série, t. I, p. 341-389, pl. VII et VIII. 1854
Heider (A. von), *Cerianthus membranaceus* Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. *Sitzungsber. der math.-naturw. Classe der K. Akad. der Wissensch.*, Bd LXXVII, p. 204-254, 1 grav. sur bois, 6 pl. 1879
Hensen (V.), Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren, 5. *Ber. Commiss. Wissensch. Unters. deut. Meere*. Kiel, p. 109-124. 1887
— Einige Ergebnisse der Expedition (Plankton-Expedition), p. 18-46. 1892
Herdmann (W. A.), Report on the Tunicata (*Challenger Reports*),
Part I, vol. VI. 1882
— II, vol. XIV, 1886
— III, vol. XXVII. 1888
Hertwig (O. et R.), Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. *Jenaische Zeitsch.*, Bd XIII, 2e série, Bd VI, p. 457-640, pl. XVII-XXVI. 1879
— *Id.*, Bd XIV, 2e série, Bd VII, p. 39-89. 1880
Hertwig (R.), Report on the Actiniaria. *Challenger Reports*, vol. XL, p. 1-136, 14 pl. 1882
— Supplementary Report, *id.*, vol. XXVI, 56 p., 4 pl. 1888
Intosh (W. C. Mac-), On Arachnactis. *Ann. and Mag. of nat. history*, 6e série, t. V, p. 306. 1890
Jourdan (E.), Sur les Zoanthaires malacodermés des côtes de Marseille. *C. R. Acad. des Sc.*, t. LXXXIX, p. 452-453. 1879
— Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du golfe de Marseille. *Ann. des Sc. nat.*, 6e série, t. X, p. 1-154, pl. I-XVII. 1880
Kowalevsky (A.), Untersuchungen über die Entwicklung der Cœlen-

teraten, *Nachr. der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss, der Anthropologie und Ethnographie*, Moskau, 1873 (en russe) ; Jahresb. von Hoffmann und Schwalbe. 1875
Mesnil (F.), Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, t. XV, p. 352-397. 1901
Metschnikoff (E.), Ueber die intracelluläre Verdauung bei Cœlenteraten. *Zool. Anz.*, t. III, p. 261-263. 1880
— Zur Lehre ueber die intracelluläre Verdauung niederer Thiere. *Id.*, vol. V, p. 310-316. 1882
Moseley (H. N.), Pelagic Life, *Address at the Southampton meeting of the British Association*, August 28. *Nature*, vol. XXVI, p. 559-564. 1882
Murrich (J. Pl. Mac), Contributions on the morphology of the Actinozoa. 1. The structure of *Cerianthus americanus*. *Journ. of Morph.*, vol. IV, p. 131-150, pl. VI et VII. 1890
Parker (G. H.), The reactions of *Metridium* to food and other substances. *Bull. Mus. Harvard College*, vol. XX, p. 107-119. 1896
Perrier (Ed.), Traité de Zoologie. 1897
Pollock (W. H.) et Romanes (G. J.), On indications on the sense of smell in Actiniæ. *Journ. Linn. Society*, vol. XVI, p. 474-476. 1882
Rapp (W.), Ueber die Polypen im Allgemeinen und die Actinien im Besonderen, Weimar. 1829
Sars (M.), Ueber *Arachnactis albida*, einen schwimmenden Polypen. *Fauna littoralis Norvegiæ*. Christiania, p. 28. 1846
Spallanzani (L.), Memorie di matematica e fisica della Societa italiana di Verona, t. II, 2e partie, p. 627. 1784
— Observations sur la physique, l'histoire naturelle et les arts, t. XXVIII, p. 201. (Traduction Sennebier.) 1786
Verrill (A. E.), New american Actinians. *The american Journal of science*, 4e série, vol. VI, p. 497. 1898
Vogt (Carl), Des genres *Arachnactis* et *Cerianthus*. *Arch. de biol.*, t. VIII, p. 1-43, pl. I-III. 1888

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 7

Fig. 1. — Le *Dactylactis Benedeni* à l'état d'extension. Grandeur nature.
Fig. 2. — Le même à l'état de contraction. Grandeur nature.
Fig. 3. — Le péristome avec les tentacules marginaux *T*, et les tentacules buccaux *t*, entourant l'orifice buccal. Grossiss. : 2.
Fig. 4. — Coupe transversale d'un tentacule marginal. Grossiss. : 49. — *Ec*, ectoderme : *M*, mésoderme ; *En*, entoderme.
Fig. 5. — Portion de la même coupe vue à un plus fort grossissement (385). — *Ec*, ectoderme ; *ep*, couche épithéliale ; *cn*, couche nerveuse ; n, n', n'', nématocystes ; *M*, mésoderme ; *ml*, fibres musculaires longitudinales ; *En*, entoderme.
Fig. 6. — Coupe longitudinale d'un tentacule marginal. Grossiss. : 385. — *M*, mésoderme ; *mc*, fibres musculaires circulaires ; *En*, entoderme.
Fig. 7. — Nématocyste des cloisons fertiles, avec un filament urticant strié. Grossiss. : 720.
Fig. 8-12. — Nématocystes des tentacules. Grossiss. : 640.

PLANCHE 8

Fig. 13. — Anatomie du *Dactylactis Benedeni*. Grossiss. : 3. — *t*, tentacules buccaux ; *Ph*, pharynx ; *S*, siphonoglyphe ; *Et*, entéroïde ; *D*, cloisons directrices ; C_1, cloisons du premier couple ; C_3, cloisons du troisième couple ; C_5, cloisons du cinquième couple ; *P*, pore aboral.
Fig. 14. — Feuillets musculaires de la paroi murale. Grossiss. : 640. — *ml*, fibres musculaires longitudinales ; *cn*, couche nerveuse.
Fig. 15. — Entéroïde des cloisons stériles. Grossiss. : 29.
Fig. 16. — Partie supérieure d'une cloison fertile. Grossiss. : 29. — *vs*, vésicules mâles ; *ov*, ovules.
Fig. 17. — Partie inférieure d'une cloison fertile. Grossiss. : 29. — Mêmes lettres.
Fig. 18. — Ovule en voie de développement. Grossiss. : 320. — *M*, mésoderme.
Fig. 19. — Ovule voisin de l'état de maturité. Grossiss. : 132.

PLANCHE 9

Fig. 20. — Paroi murale, avec l'insertion d'une cloison. — Grossiss. : 132. *ép*, couche épithéliale; *cn*, couche nerveuse; *g*, cellules glandulaires; *n*, nématocystes ; *ml*, fibres musculaires longitudinales; *M*, mésoderme ; *En*, entoderme.

Fig. 21. — Portion plus grossie de la même coupe. Grossiss. : 320. — Mêmes lettres.

Fig. 22. — Coupe transversale du siphonoglyphe. Grossiss. : 63. — *Ec*, ectoderme ; *M*, mésoderme ; *En*, entoderme ; *D*, cloisons directrices.

Fig. 23. — Coupe transversale d'une cloison fertile. Grossiss. : 114. — *vs*, vésicules mâles ; *s*, spermatozoïdes ; *ov*, ovules ; *n*, nématocystes.

PLANCHE 10

Fig. 24. — Coupe transversale de la paroi du siphonoglyphe. Grossiss. : 320. — *ep*, couche épithéliale ; *g*, cellules glandulaires ; *p*, granules pigmentaires ; *cn*, couche nerveuse ; *M*, mésoderme ; *En*, entoderme ; *n*, nématocystes.

Fig. 25. — Coupe transversale de l'un des bourrelets marginaux d'une cloison fertile. Grossiss. : 530. — *g*, *g'*, *g''*, cellules glandulaires ; *n*, nématocystes ; *p*, granulations pigmentaires.

Fig. 26. — Coupe longitudinale de la portion aborale du corps. Grossiss. : 29. *Ec*, ectoderme ; *M*, mésoderme ; *En*, entoderme ; *P*, pore aboral.

Fig. 27. — Coupe transversale montrant l'insertion d'une cloison sur la paroi du pharynx. Grossiss. : 320. — *M*, mésoderme ; *En*, entoderme.

Fig. 28. — Coupe transversale de la partie inférieure du corps. Grossiss. : 14. *Cf*, cloisons fertiles ; *Cs*, cloisons stériles.

Fig. 29. — Partie inférieure d'une cloison du cinquième couple avec le renflement *Et*.

RECHERCHES
MORPHOLOGIQUES, PHYSIOLOGIQUES ET CHIMIQUES
SUR LA
MATIÈRE COLORANTE DES VANESSES

Par Mlle la Comtesse M. von LINDEN

Docteur rer. nat., lauréat de l'Institut de France.

Tanto igitur magis nosse Naturam operæ pretium quo nullum majus est !

LINNÉ.

ANALYSE SUCCINCTE DU MÉMOIRE

Les résultats de ce travail, présenté au concours pour le prix « Da Gama Machado », sont en peu de mots les suivants :

L'analyse chimique des pigments rouges des Vanesses prouve que nous avons affaire à un corps albuminoïde, à une combinaison d'une substance parente aux albuminoses et d'un colorant ayant les propriétés des pigments de la bile. Cette combinaison nous rappelle sous plusieurs rapports l'hémoglobine. Le pigment rouge des Vanesses change de coloris avec son degré d'oxydation, il est présent dans l'épiderme de la Chenille, de la Chrysalide, du Papillon, et se trouve aussi dans les cellules du blastoderme de l'œuf. Les différentes couleurs, sur les ailes du papillon, répondent

à différents degrés d'oxydation, le changement de couleur qui se produit dans l'épiderme de la Chenille et de la Chrysalide pendant leur développement ontogénétique — l'évolution des couleurs — est le résultat de procédés de réduction et d'oxydation.

Le pigment des Vanesses a les caractères des pigments respiratoires, formant avec l'oxygène des combinaisons peu stables.

La substance colorante rouge tire son origine de la chlorophylle. Nous trouvons que le colorant végétal se transforme sous certaines conditions en pigment rouge, avec le même spectre d'absorption et cristallisant de la même manière que le pigment rouge des Vanesses. Cette transformation peut se faire dans les cellules des plantes elles-mêmes, mais aussi dans l'épithélium de l'intestin de l'insecte — de la Chenille avant de se transformer en Chrysalide — et encore dans la peau de la chenille et de la chrysalide.

La chlorophylle, résorbée par l'intestin, se change d'abord en chlorophyllane, de la chlorophyllane dérive alors la matière rouge.

Les propriétés du pigment rouge, sa façon de cristalliser, d'absorber la lumière, et ses réactions caractéristiques, prouvent clairement que les colorants des plantes sont en relation très proche avec les pigments de la bile, les dérivés de l'hémoglobine. Ce fait me paraît de haute importance pour la chimie des couleurs des êtres vivants. Il n'est pas moins intéressant que dans le cas présent le pigment respiratoire de la plante se transforme en pigment respiratoire de l'animal, relation qui a déjà été soupçonnée mais qui n'a pas été prouvée jusqu'alors.

I

Dans mon premier mémoire intitulé : *Le dessin des ailes des Lépidoptères, recherches sur son évolution dans l'ontogenèse et la phylogenèse des espèces, son origine et sa valeur systématique,* j'ai montré que les substances colorantes rouges et jaunes, dans les écailles des Papillons du genre des *Vanesses*, se formaient dans l'intestin de la Chenille, qu'elles étaient transportées par le sang dans tout le corps et déposées à la fin dans les cellules de l'épiderme. Il me semblait alors très probable que les colorants, dont j'avais tracé la voie de transport, provenaient des substances pigmentées que la chenille recevait avec sa nourriture, et j'avais même cru y voir des dérivés de la *chlorophylle*. Mais, comme je ne pus alors déterminer la nature chimique des colorants, et puisque des preuves tout à fait nettes d'une transformation de la *chlorophylle* en couleur de Papillon me manquaient encore, la métamorphose supposée ne resta qu'une vague hypothèse.

Aussi il me fut impossible d'approfondir le rôle physiologique des couleurs, rôle qui selon la distribution de ces dernières dans les organes de la chrysalide ne paraissait point être un des moins importants. *Peut-être servaient-elles à une fonction pareille à celle de l'hémoglobine*, c'est ce que je me disais, considérant que la matière colorée apparaissait partout, là de préférence où l'assimilation était très vive. Cependant une réponse définitive, bien précise, ne pouvait être donnée qu'après avoir déterminé la composition chimique des substances en question. Des recherches pour y arriver ont été faites depuis, et comme les résultats me semblent même plus satisfaisants que je ne pouvais espérer, je ne tarde à les communiquer, quoique les petites quantités de matière colorante, dont je disposais jusqu'alors, m'aient

empêché de terminer ces recherches par une analyse chimique quantitative. Malgré cela, la nature du pigment a pu être précisée, autant pour en tirer des conséquences, qui serviront à éclairer les rapports de la substance colorée avec les autres pigments animaux, que pour comprendre ses fonctions physiologiques.

Le travail suivant, qui se propose de résoudre ces problèmes, dont la solution nous impose de nouvelles questions de la plus grande portée pour la physiologie des pigments, est divisé en trois points.

Le *premier chapitre* traitera de la *morphologie du pigment* contenu dans l'épiderme, dans le sang, dans l'intestin et dans les excréments de la Chenille, de la Chrysalide et du Papillon. Nous suivrons la formation et la métamorphose des colorants, nous les verrons varier en coloris selon leur disposition dans les organes, nous chercherons à deviner les causes de ces transformations de la matière colorée, et nous apprendrons que des phénomènes analogues se produisent en soumettant les solutions du pigment à certaines opérations chimiques.

Je serai obligée de répéter en partie les observations communiquées dans mon travail cité plus haut, mais je ne puis m'en passer puisque les nouvelles expériences basent sur ces premières et servent à les approfondir et à les modifier en quelque sorte.

Le *second chapitre* nous fera connaître la *nature chimique* des pigments, qui, donnant les réactions de corps albumineux pigmentés, nous rappelleront, sous beaucoup de rapports, l'*hémoglobine*.

Le *troisième chapitre* nous prouvera enfin que les *pigments rouges des Vanesses* proviennent des colorants contenus dans la nourriture de la Chenille et que c'est la *chlorophylle* qui est à regarder comme substance originaire de toute coloration verte, jaune ou rouge. Nous verrons que cette métamorphose des pigments verts en colorants rouges a lieu sous certaines conditions dans les cellules des plantes elles-mêmes

et qu'elle est, de plus, intéressante puisque le pigment dérivé de la *chlorophylle* portera les caractères d'un *pigment respiratoire*. Cette propriété du pigment rouge, de pouvoir former avec l'oxygène des combinaisons peu stables et les phénomènes de sa distribution dans le corps de l'insecte, nous conduira à la solution du dernier problème qui traite *du rôle physiologique des couleurs*. Nous verrons cependant que les pigments une fois déposés dans les écailles du Papillon ne semblent plus prendre part aux processus d'assimilation et de désassimilation, qu'ils y deviennent plus ou moins indifférents pour l'organisme. Une même parure, les couleurs des écailles, nous présenteront, dans leurs nuances variées, *autant de degrés d'oxydation*, non pas comme les darwinistes l'entendent, une longue suite de phénomènes de sélection.

LA MATIÈRE COLORANTE DANS L'ÉPIDERME DE LA CHENILLE, DE LA CHRYSALIDE ET DU PAPILLON DE « VANESSA URTICÆ »

L'épiderme de la Chenille de *Vanessa urticæ*, qui vient de quitter l'œuf, est d'un jaune très clair; mais, au bout de vingt-quatre heures à peu près, on aperçoit que la peau des petits Insectes, qui ont abandonné leur berceau pour chercher de la nourriture, commence à être tachetée de rouge brunâtre. Cette coloration apparaît d'abord sur le thorax, plus tard sur l'abdomen.

A cet âge les petites Chenilles de *Vanessa urticæ* ont toutes les apparences de Chenilles de *Piérides,* puisque les épines qui caractérisent très bien les Chenilles appartenant à la famille des *Vanesses*, sont remplacées alors par de simples poils. Cependant, déjà la première mue change l'aspect des petites Chenilles qui sont maintenant épineuses, selon le type de leur genre. Tout le corps de la Chenille est alors rouge brunâtre, à l'exception de la tête, des pieds et des épines qui, comme nous le voyons aussi après chaque mue suivante, sont d'abord incolores. Au bout de six heures environ, les parties chitineuses non pigmentées deviennent

brun foncé, et chez le *Vanessa io* le corps entier des Chenilles se colore ainsi. Les Chenilles du *Vanessa urticæ* passent au brun foncé bien plus tard, gardant toujours deux lignes jaune clair sur le dos et une de chaque côté.

Quand nous enlevons la cuticule chitineuse d'une Chenille adulte de *Vanessa urticæ* ou *io*, nous nous apercevons que les cellules de l'épiderme chrysalidaire sont remplies de petites granulations verdâtres, jaunâtres et brunâtres. Pour étudier la disposition des divers pigments il vaut mieux ne pas se servir uniquement de coupes microscopiques, puisque les colorants se dissolvent et se transforment généralement dans les différents liquides conservateurs. J'ai eu de meilleurs résultats en séparant les cellules avec de fines aiguilles, les inclusant ensuite dans de la gélatine glycérinée. Une seconde préparation sera étudiée encore toute fraîche. Nous voyons alors sous le microscope des petites granulations colorées situées généralement dans le bout extérieur des cellules, contenant aussi le noyau. Le plus souvent ces granulations au sommet de la cellule sont de couleur verdâtre, tandis que celles qui occupent les parties centrales et basales paraissent jaunes ou brunâtres. Les Chenilles plus jeunes aussi présentent une disposition de pigment tout à fait analogue.

Si nous mettons une Chenille de *Vanessa urticæ* ou de *Vanessa io* dans de l'eau qu'on fait bouillir, nous observons que la couleur de la Chenille change soudainement ; au moment où la coagulation de l'albumine des muscles a lieu, *la peau de l'Insecte passe du vert, du jaune ou du brun au carmin brillant.*

Sous le microscope, nous constatons, en effet, que les petites granulations pigmentées se sont transformées elles-mêmes en granules d'un beau rouge-carmin foncé, ou bien en très petits cristaux de même couleur, qui se trouvent le plus souvent hors des cellules.

Les colorants rouge-carmin ne sont cependant pas localisés exclusivement dans l'épiderme, nous les trouvons aussi

dans les trachées, dans les muscles (surtout à leur point d'insertion) et dans les cellules graisseuses situées à la périphérie, au-dessous de l'épiderme. Dans les trachées, ce sont les cellules de la matrice qui contiennent le pigment, mais aussi les parties cuticulaires (« Spiralfaden ») en sont teintes diffusément. Les fins embranchements terminaux des trachées contiennent le pigment carmin en petites granulations et nous observons aussi des grains rouges au dedans des cellules trachéales terminales. Lorsque nous plaçons un petit morceau de la peau d'une chenille sur un porte-objet et que nous chauffons le verre après avoir ajouté une goutte d'eau à la préparation, nous pouvons suivre sous le microscope comment la métamorphose des pigments se fait à mesure que la température augmente. *Les grains pigmentés passent successivement du jaune verdâtre au brun, au brun rouge, au rouge-rubis, enfin au rouge-carmin.*

Ce ne sont cependant pas seulement les *Chenilles* des *Vanesses* qui changent leurs couleurs exposées à la chaleur, une métamorphose toute semblable s'effectue dans la peau des *Chrysalides*, surtout de celles dont le fourreau est de couleur brune. Les Chrysalides *vertes* ne produisent que très peu ou pas du tout de pigment carmin.

Les pigments épidermiques de la Chenille et de la Chrysalide des *Vanesses* se transforment aussi en colorants rouges lorsque l'Insecte est exposé à une *chaleur sèche.* Dans mon dernier travail sur ce sujet, j'ai ensuite communiqué que les cellules des écailles dans l'aile de la Chrysalide devenaient rouge-carmin aussitôt que l'aile eut été incluse dans de la *gélatine glycérinée.* Le changement de couleur se manifeste très souvent déjà au bout de six heures, et ce sont toujours les trachées et les nervures qui prennent la couleur les premières.

Un jour, j'exposais des Chrysalides de *Vanessa urticæ* aux rayons d'un beau soleil de juillet pendant trois heures environ. J'étais allée dîner et en revenant je vis, à ma grande surprise, que toutes les Chrysalides étaient devenues rouges. Le même phénomène a lieu lorsque nous tuons les Chrysalides

ou bien les Chenilles par le *gaz de chloroforme.* Enfin, quiconque s'est occupé à élever des papillons sait que l'infection des Chenilles ou des Chrysalides *par des tachines* (Tachina) ou d'autres Insectes parasitaires, s'annonce généralement par un coloris rosé de l'épiderme qui se communique même à l'enveloppe chitineuse de la Chrysalide. La formation de colorants rouges a aussi parfois lieu sous l'influence de l'*alcool,* par exemple, si nous y conservons des Chenilles de *Pieris brassicæ* ou bien des *Sauterelles* qui rougissent presque momentanément. Künckel d'Herculais, qui nous a communiqué des observations là-dessus, attribue ce changement de couleur à un phénomène de *déshydratation*, et moi aussi j'avais adopté cette manière de voir. Depuis, j'ai changé d'opinion, considérant que les mêmes changements se font sous des conditions bien différentes.

Quand les Chenilles et les Chrysalides de *Vanessa urticæ* ont été conservées dans de l'*alcool,* l'eau chaude ne produit aucun effet sur les pigments dans l'épiderme. Le pigment carmin ne se forme pas non plus si les Chrysalides sont pilées vivantes et que leur extrait aqueux est cuit ensuite. Il est donc évident que la transformation du pigment épidermique n'a lieu que tant que les granulations pigmentées représentant la substance mère du pigment carmin sont incluses dans des cellules vivantes, ou du moins dans des cellules intactes.

Dans la plupart des cas où nous avons pu constater une production de matière colorante rouge-carmin, la métamorphose du pigment verdâtre, jaune ou brun, était suivie par la mort de l'insecte, ce qui faisait l'effet d'un phénomène léthal; nous verrons cependant qu'un changement de coloris tout pareil s'accomplit aussi tout normalement chez un grand nombre de Lépidoptères pendant leur développement chrysalidaire. Schäffer était sans doute un des premiers qui appela notre attention sur ce phénomène en parlant d'un *stade rouge* caractéristique pour beaucoup de Chrysalides à une certaine époque de leur développement. Van Bemmelen croyait que ce n'était qu'au *contact de l'air* que la couleur

rouge apparaissait, et qu'on pouvait l'empêcher de se former en plongeant l'aile de la Chrysalide aussitôt retirée du fourreau, dans de l'*alcool*. Moi-même j'ai constaté que les ailes des Chrysalides étaient teintes de rouge à une certaine époque de leur développement. Quand même l'air ne les avait pas touchées, au contraire, j'ai trouvé que les pigmentations rouge-carmin reprenaient leur coloris jaunâtre *aussitôt que la préparation fut exposée à l'air* pendant deux jours environ. Les places de l'épiderme où auparavant se trouvaient le plus de granules rouges contenaient alors des tas de grains jaunâtres passant au brun, et les tissus qui avaient donné la réaction acide lorsqu'ils furent rouges, se montraient maintenant de nature neutre.

Aussi les *vapeurs de l'ammoniaque* ont pour effet une transformation toute pareille. Le *sulfite d'ammoniaque* $(NH^4)^2S$ n'altère nullement la couleur du pigment rouge, tandis que l'*eau oxygénée* H^2O^2, le $KMnO^4$ (Kalinmpermanganate), le *ferricyanite de potasse* $K^3(CN)^6Fe$, en un mot *tous les réactifs oxydants*, la transforment en du vert jaunâtre. En faisant bouillir un morceau de peau rouge avec de l'*acide acétique* en présence d'un petit grain de l'*hydrochlorate de soude*, il résulte une substance de couleur brun-marron qui nous rappelle l'*hémine*.

Le pigment carmin dans l'épiderme des Chenilles et des Chrysalides des *Vanesses* n'est soluble ni dans l'*alcool,* ni dans l'*éther*, un peu dans le *chloroforme*, pas du tout dans le *benzol*, le *xylol*. Il se dissout cependant très facilement dans de l'eau, surtout dans de l'eau chaude. Le pigment peut aussi être extrait par la *glycérine* et même par une solution concentrée de *sucre de raisin*.

Les granulations pigmentées de l'épiderme se colorent très facilement par du *bleu de méthylène,* elles deviennent bleu noir et gardent la couleur aussi si on les lave dans de l'eau distillée.

Nous avons vu que la matière rouge se trouvait aussi *dans les muscles* et dans les cellules du *corps adipeux* des

Insectes, nous la trouvons de même dans le *sang*, où les globules sanguins en sont chargés, et dans l'épithélium de l'intestin de la Chenille au moment où elle se transforme en Chrysalide.

LA MATIÈRE COLORANTE DE L'INTESTIN DE LA CHENILLE ET DE LA CHRYSALIDE DE VANESSA URTICÆ ET IO

Pl. XI, fig. 1-9.

On sait qu'un grand nombre de chenilles contiennent dans leur intestin un liquide jaune ou rouge à l'époque où elles se font Chrysalides. Frenzel, qui a fait des recherches sur l'origine de ce liquide, croyait qu'il était sécrété par les cellules épithéliales de l'intestin, et qu'il représentait une solution de granulations jaunâtres qu'on trouvait à une époque moins avancée du développement au dedans des cellules intestinales. Il lui semblait probable que le liquide pouvait servir de *nourriture* à la chrysalide. D'après les résultats des belles recherches de Biedermann sur la nature chimique du contenu de l'intestin de la larve du *Tenebrio molitor*, il paraît que Frenzel n'a pas eu tort en présumant que le liquide coloré de l'intestin des chenilles avait une fonction nutritive. Biedermann avait constaté que le liquide brun de la larve du *Tenebrio* contenait beaucoup d'*albumine*. Sans avoir fait l'analyse, rien qu'en observant avec quel appétit les Chenilles et les mouches sucent le liquide de l'intestin des Chenilles, si nous en répandons une goutte sur la table, il faudra croire aux propriétés nutritives de cette substance. Aussi les *larves de tachines* (Tachina) qui se développent aux dépens des Chrysalides, consomment tout premièrement le contenu rouge de l'intestin de leur hôte, qui était destiné à servir de nourriture au Papillon naissant. Nous verrons plus tard, en faisant l'analyse chimique, que les Insectes ne sont pas mal guidés quand leur instinct les pousse à manger le liquide en question.

Mais, nous demandons-nous, d'où vient cette matière

colorée? Est-elle, comme je l'ai supposé dans mon dernier travail, une dérivée de la *chlorophylle* résorbée par l'intestin? L'analyse spectroscopique nous a montré que la *chlorophylle* se trouve en solution alcalique dans l'intestin de la chenille tant que celle-ci se nourrit encore normalement. *L'intestin contient alors un liquide vert foncé.* Les cellules épithéliales de l'intestin sont aussi colorées de vert, mais quand nous les examinons à l'aide du spectroscope, nous nous apercevons que le spectre typique de la chlorophylle est altéré considérablement.

On observe que la *première* des bandes caractéristiques pour la *chlorophylle* est une absorption dans la partie bleue et verte du spectre, identique à celle de la *chlorophyllane*, un dérivé de la *chlorophylle.* Sous le microscope, nous voyons à côté des petites gouttes vertes qui donnent (comme nous venons de le voir) le spectre de la *chlorophyllane*, çà et là dans le plasma, des cellules *des petites granulations jaunâtres.* Ces dernières augmentent en nombre à mesure que le temps approche où la chenille se transforme en chrysalide. Les cellules, à moitié vertes encore, contiennent alors des grains rouges qui entourent surtout le noyau.

A mesure que la dégénération de l'épithélium intestinal avance, la production du pigment rouge augmente très rapidement. La partie centrale tout entière des cellules est bientôt changée en une masse rouge qui se détache nettement des parties périphériques de la cellule où le plasma est encore verdâtre. Le noyau des cellules dégénérées ou bien prend part à la métamorphose, ou bien il tombe en petits fragments qui sont pressés contre les parois de la cellule à mesure que le *corps rouge* prend de plus grandes dimensions. En conservant les cellules intestinales dégénérées dans de l'alcool, leur contenu rouge perd sa turgescence et se transforme en membrane pigmentée contenant des coagulations roses. Sous l'influence de la *gélatine glycérinée*, la substance rouge des cellules prend la forme de petits cristaux clinorhombiques, appartenant donc au même système que les cristaux

du pigment de l'épiderme chez la chenille et chez la chrysalide.

Quand les cellules épithéliales de l'intestin commencent à se colorer, le contenu vert de l'intestin commence aussi à passer au rouge. La première fois que j'observai ce phénomène, je crus que la solution de chlorophylle elle seule se transformait en liquide rouge, qui, résorbé par les cellules épithéliales, leur donnait le coloris carmin. En reprenant la question, je dus modifier mon opinion, voyant que la transformation du pigment vert en rouge *se faisait aussi au dedans des cellules intestinales, et que les cellules dégénérées vidaient leur contenu rose dans le lumen de l'intestin. Il est donc certain qu'une partie du liquide rouge provient de l'épithélium dégénéré.* Les transformations morphologiques qui accompagnent ce phénomène sont à comparer aux changements qui se produisent dans les cellules intestinales des Vertébrés lors de leur dégénération muqueuse. On rencontre très souvent au milieu des coagulations roses dans l'intestin des Chrysalides des petits fragments d'une substance chromatique représentant les débris nucléaires des cellules dégénérées. Leur substance chromatique est entourée d'un peu de plasma, et ces cellules miniatures paraissent se régénérer assez vite, phénomène caractéristique pour les processus d'histolyse accompagnant la métamorphose de l'Insecte.

Nous avons vu dans mon dernier travail que le pigment rouge dans l'intestin de la Chrysalide était transporté par tout le corps et par la voie du sang et par des cellules amœboïdes qui se chargent souvent de plusieurs cellules à la fois (Voy. fig. 3, Pl. XI). La matière colorée n'est cependant jamais usée entièrement durant l'état chrysalidaire. Une grande partie est rejetée par le papillon lorsqu'il fait son éclosion, une autre colore l'intestin, les cellules génératrices et les cellules hypodermiques de l'Insecte parfait. Lorsque l'Insecte parfait est nourri avec de l'*eau sucrée*, on remarque que le papillon rejette du liquide rose pendant plusieurs jours, tandis que les papillons mis au jeûne n'excrètent que

très peu de pigment et seulement le premier jour après leur éclosion. D'abord il me parut vraisemblable que le sucre avait occasionné la production de pigment rouge, mais en disséquant les papillons, je vis que ce n'était pas le cas, que l'eau sucrée n'avait qu'augmenté la sécrétion de la matière colorée contenue dans l'intestin, probablement en remplaçant la nourriture de réserve dont les papillons à jeun avaient besoin pour entretenir leur vie.

LA MATIÈRE COLORANTE DES EXCRÉMENTS DU PAPILLON DES VANESSES

Les excréments pigmentés des Papillons du genre des *Vanesses* avaient attiré l'attention publique longtemps avant d'être sujets d'investigations scientifiques. Les vieilles chroniques nous racontent que l'apparition abondante des excrétions rouges des Papillons des *Vanesses* donnait nourriture aux craintes superstitieuses adhérant aux phénomènes inexplicables alors nommés vulgairement *pluie de sang*. Les naturalistes se rendant compte de ce phénomène attribuèrent aux excrétions rouges la nature d'une substance devenue inutile pour l'assimilation de l'Insecte parfait, et sécrétée par l'action des *Vasa Malpighiens* comme les sels de l'acide urique que le Papillon rejette en même temps. Frenzel observa cependant que la matière rouge se formait *dans l'intestin de la Chrysalide* et ne pouvait donc être identifiée avec les sécrétions urinaires. Urech et Hoppkins furent tous deux frappés de la grande ressemblance entre le coloris des excréments et des écailles de la plupart des Papillons, et le premier eut l'idée *que le même chromogène devait se trouver dans les Vasa Malphigiens* (où il pensait que le pigment rouge se formait) *et dans les écailles du Papillon*; autrement il ne pouvait s'expliquer les effets de colorations si semblables. Nous reviendrons plus tard à cette hypothèse.

Nous savons que le liquide rouge se forme dans l'intestin de la Chenille peu avant que celle-ci se transforme en Chry-

salide, et qu'étant rejeté en même temps que les sels de l'acide urique, il leur donne un coloris très brillant. Sur du papier buvard, les excrétions de *Vanessa urticæ* font des taches de la grandeur d'un écu, elles sont rouges au centre, et à la périphérie entourées de cercles jaunes et verdâtres. Chez *Vanessa io*, le vert et le jaune prédominent presque sur le rouge. La matière colorante des excréments du Papillon est cristalisable. En évaporant le liquide bien lentement il se forme des petites trousses d'aiguilles clinorhombiques ou bien des disques plus grands appartenant au même système. La couleur des cristaux est d'un rouge très brillant, d'un carmin plus clair que le pigment de l'épiderme, passant parfois à l'orange, comme la matière colorante de l'intestin.

En résumant tout ce que nous venons d'observer sur la formation et la disposition des matières colorantes dans les organes de la Chenille de la Chrysalide et du Papillon des Vanesses, nous pouvons dire que *les chromogènes, d'où proviennent les couleurs des écailles du Papillon, se forment dans la Chenille. Nous les y trouvons sous forme de petites granulations vertes, jaunâtres, rougeâtres ou brunâtres, dans les cellules hypodermiques variant leur coloris sous l'influence de certaines opérations chimiques. Des transformations pareilles à celles obtenues artificiellement se produisent aussi pendant la vie chrysalidaire de l'Insecte et nous permettent de juger des causes déterminantes, des phénomènes physiologiques accompagnant la métamorphose de la Chenille.* C'est donc dans les cellules hypodermiques et dans les cellules épithéliales de l'intestin *une matière verdâtre qui représente le chromogène d'où proviennent les divers coloris jaune, rouge et brun de l'Insecte.* Un des chapitres suivants nous montrera les relations de ce chromogène si curieux avec les pigments végétaux contenus dans la nourriture de la Chenille. Nous avons vu ensuite que, *pendant l'état chrysalidaire, un transport de matière colorante avait lieu et que ce transport se faisait par le sang et par des cellules amœboïdes. Nous avons remarqué que le pigment rouge, partout où il se trouvait, se cristallisait facilement et que les cristaux appartenaient au*

système monokline. Quant au rôle physiologique du pigment, il sera juste de lui attribuer une fonction nutritive, jugeant des faits biologiques que je viens de citer.

II

RECHERCHES SUR LA NATURE CHIMIQUE DU PIGMENT ROUGE DES VANESSES

Les recherches qui feront le sujet de ce chapitre ont été faites sur les matières colorantes des *écailles,* de l'*intestin* et des *excréments* des *Vanesses urticæ* et *io.*

Pour éviter la solution des sels de l'acide urique présents dans tous les organes de nos Insectes, les colorants furent extraits par de l'*eau distillée froide.* La solution du pigment obtenue de cette manière fut précipitée avec de l'*alcool* qu'on ajoutait à la liqueur rouge ou jaune. Le pigment précipité fut repris dans de l'*eau froide*, et cette opération, faite à plusieurs reprises, donna une substance colorée qui ne montrait ni la réaction du *murexide* et qui ne formait non plus des produits cristallisés semblables à l'acide urique quand elle fut traitée par de l'*acide chlorhydrique.* Les résultats des réactions faites avec les solutions purifiées de la manière décrite se distinguaient cependant à peine de ceux que j'obtins avec des solutions du pigment toutes fraîches. Il en est de même si les réactions sont faites avec des solutions de pigment de *Vanessa urticæ* ou bien avec celles de *Vanessa io,* les résultats sont, on peut dire, identiques. Les petites différences que j'ai trouvées seront mentionnées, mais je me passerai de traiter les pigments des deux Papillons séparément.

LES PHÉNOMÈNES OPTIQUES DE LA SUBSTANCE ROUGE

Il a été dit que le pigment rouge provenait d'une matière verdâtre passant par une série de coloris intermédiaires. Lors de mes premières recherches sur ce sujet, j'étais déjà frappé par la différence de coloris des substances pigmentées dans l'intestin de la Chenille et de la Chrysalide. Je pensais voir au moins deux matières différentes bien caractérisées, *l'une de couleur jaunâtre cristallisant en disques clinorhombiques, l'autre plutôt rouge-rubis, formant de belles trousses composées de fines aiguilles aplaties.* En examinant plus soigneusement un grand nombre de préparations, nous nous apercevons cependant *que les deux sortes de cristaux d'apparence différente sont reliées par des intermédiaires et pour la couleur et pour la forme.* Nous trouvons des aiguilles fortement aplaties, plutôt oranges que rouges, et d'autre part des disques allongés oranges, avec des reflets rouges sur les côtés, et encore l'examen dans la lumière polarisée nous prouve que les fines aiguilles aussi appartiennent au système monoclin. Quant aux intermédiaires pour la couleur, nous en trouvons les mêmes, considérant les granulations dans les cellules épithéliales de la peau qui nous présentaient aussi un nombre de tons variés.

L'aspect différent des granulations et des cristaux pigmentés est dû à deux causes, *d'une part à l'épaisseur du corps coloré, d'autre part au degré d'oxydation du colorant.*

En revenant aux propriétés optiques des cristaux, il nous intéressera tout premièrement que les phénomènes observés nous rappellent sous plusieurs rapports l'*hémoglobine cristallisée*. Comme les cristaux de la matière colorante du sang des Vertébrés, les cristaux du pigment des Vanesses sont *dichroïtiques,* montrant des reflets rouge bleuâtre à la lumière incidente (durchfallendes Licht) et un chatoiement jaune rougeâtre mêlé de vert à la lumière réfléchie. Mais aussi leur *force réfractaire* est analogue à celle de l'*hémoglobine,* les

deux substances ont la propriété *de rompre doublement les rayons de lumière qui y entrent.*

Dans la lumière polarisée les disques cristallisés donnent de superbes effets d'interférence, présentant des couleurs éclatantes variables selon l'épaisseur des cristaux. Mais aussi la faculté *d'absorber la lumière* est très caractéristique pour la matière rouge quoique tout à fait différente de celle de l'*hémoglobine.* Nous voyons au spectroscope une absorption prononcée *dans la partie violette* du spectre et une autre bande d'absorption bien définie dans *le bleu et le vert.* Une troisième bande apparaît dans le jaune, *près de D*, si nous examinons les cristaux de couleur *carmin foncé* dans l'épiderme de la Chenille.

Je viens de dire plus haut que les cristaux de la matière colorée appartenaient tous *au système monoclinique.* Les disques représentent des *sections parallèles* au plan indiqué par les axes optiques, tandis que le plan des aiguilles aplaties doit être *incliné* contre le premier. Pour cette raison, les disques ne nous montrent point de figure d'interférence qui, pour les trousses d'aiguilles, sont au contraire très caractéristiques vus dans la lumière polarisée.

LA SOLUBILITÉ DU PIGMENT ROUGE DES VANESSES

Des recherches sur la solubilité des pigments de lépidoptères ont déjà été faites par Coste. Il trouva que les colorants jaune clair étaient faciles à dissoudre dans de l'*acide chlorhydrique* et *sulfurique*, dans la *liqueur caustique de potasse et de soude* et dans l'*ammoniaque*, tandis que les couleurs plus foncées résistaient aux réactifs énumérés. En 1894, des recherches sur le même sujet ont été publiées par Urech. Il avait trouvé que la matière colorante des écailles rouges des *Vanesses* pouvait être extraite par l'*eau chaude* et aussi par l'*acide chlorhydrique*, l'*acide nitrique* et par l'*ammoniaque.* Comme Urech, j'ai, moi aussi, constaté que les pigments rouges des *Vanesses* se dissolvent dans de l'*eau*, plus facile-

ment dans de l'*eau chaude* que dans de l'*eau froide* ; je n'ai cependant pas remarqué qu'il y avait une différence dans le degré de solubilité pour les substances de coloris plus ou moins foncé. Outre l'eau, sont à nommer comme dissolvants : l'*eau sucrée*, la *glycérine* et les *acides minéraux concentrés*. En secouant une solution du pigment avec du *chloroforme*, une petite partie de la matière colorante passe dans le chloroforme, lui donnant le coloris *jaune pâle* ; le pigment est donc un peu soluble dans cette substance. Les solutions très peu concentrées des *sels neutres* dissolvent aussi le pigment rouge, cependant bien moins vite que l'eau distillée.

Les acides minéraux extraient le pigment très facilement, donnant des solutions vivement colorées. L'*acide sulfurique* donne une liqueur *couleur pourpre* qui, exposée à la chaleur, se décompose très rapidement, formant un précipité de flocons noirs.

La solution *chlorhydrique* du pigment est *rouge jaunâtre*, la solution obtenue par *l'acide nitrique* paraît *rouge*. L'*acide acétique* donne une *liqueur rose*.

Le pigment rouge des *Vanesses* est insoluble dans l'*alcool*, l'*éther*, la *benzine*, le *benzol*, le *carbure de soufre*, le *xylol*, en un mot *dans tous les réactifs qui représentent de bons dissolvants des lipochromes*. Le *chloroforme* fait seul exception.

LES SOLUTIONS DU PIGMENT ROUGE DES VANESSES, LEURS PROPRIÉTÉS ET LEURS TRANSFORMATIONS SOUS L'INFLUENCE DE RÉACTIFS CHIMIQUES ET DE LA LUMIÈRE.

La couleur des solutions concentrées du pigment rouge des *Vanesses* nous paraît ou bien *rouge-rubis*, ou bien *couleur de Sherry* ; peu concentrées, les solutions nous paraissent roses ou jaune clair. Les solutions rouges montrent des effets de fluorescence bleuâtres, les solutions couleur de Sherry ont la fluorescence jaune orange.

Les extraits aqueux des parties colorées de *Vanessa urticæ* sont d'un rouge bien plus brillant que ceux de *Vanessa io* qui passent plutôt au rouge jaunâtre. Exposées à une température de 40° C., toutes les solutions du pigment rouge des Vanesses passant soudainement *au brun jaunâtre*, la couleur originaire reparaît, quoique moins brillante, aussitôt la température redevenue normale. L'extraction du pigment fait avec de l'*eau chaude* donne une solution *couleur de Sherry*, qui passe au rouge lorsque le liquide est devenu froid. *Au contact de l'air,* les solutions rouges du pigment deviennent jaunâtres en peu de jours, parfois la métamorphose a lieu déjà après une nuit. Ce changement de couleur se manifeste d'abord dans les couches superficielles du liquide, tandis que les parties inférieures restent roses, parfois très longtemps.

Lorsque nous passons les solutions rouges ou jaunâtres du pigment par du papier à filtrer, ce dernier devient rose en séchant. L'extrait aqueux du filtre coupé en petits morceaux est jaunâtre. En continuant l'extraction jusqu'à ce que les morceaux de papier nous paraissent blancs, ce qui dure parfois plusieurs jours, nous nous apercevons presque régulièrement que si nous y remettons de l'eau, *la couche la plus inférieure des morceaux du filtre redevient rose*, comme il paraît rien qu'au contact de l'eau.

En ajoutant *des réactifs oxydants* aux solutions rouges du pigment, celles-ci se transforment rapidement en liquides *jaune verdâtre*, tandis que les solutions *couleur de Sherry* deviennent *rougeâtres. L'addition d'oxygène continuée donne des produits presque incolores.*

Les *substances réductives*, au contraire, transforment les extraits du pigment en *liquide jaune-orange.*

L'*insolation* produit des changements de couleur analogues à celles obtenues par les oxydants, et les expériences prouvent que les transformations du coloris sont dues à l'activité des *rayons chimiques.* Pour prouver ceci, je fis l'expérience suivante : une solution du pigment rouge des

écailles de *V. urticæ* fut versée dans sept tubes à réaction. Un tube fut exposé à une *température constante de* 50°, dans une étuve à paraffine, un autre fut exposé *au soleil*, les quatre suivants à *la lumière chromatique rouge, jaune, verte, bleue et violette* et le dernier resta, pour servir de contrôle, dans un tiroir.

Pour obtenir de la lumière monochromatique, j'avais construit des tuyaux avec des feuilles de gélatine colorée, combinées de façon à ne laisser passer que les rayons lumineux d'une seule couleur. Les tubes, contenant la solution du pigment, pouvaient être placés dans les tuyaux de gélatine et furent exposés ainsi au soleil. *Au bout de sept jours déjà apparurent les premières différences de coloris.* La solution dans l'*étuve* était devenue *rougeâtre*, tandis que celles qui se trouvaient *au grand jour*, sous la lumière *bleue violette* et *verte*, avaient passé au *jaune verdâtre*. Les solutions qui se trouvaient dans les tuyaux *rouges* et *jaunes* avaient reçu le coloris un peu plus *rougeâtre* que la solution de contrôle. Au bout d'une seconde semaine, les différences étaient encore plus prononcées; les solutions exposées à la lumière blanche, verte et bleu violet avaient pris la *couleur de l'herbe séchée*. La solution dans l'étuve était devenue encore *plus foncée*. Je continuai cette expérience pendant un mois encore et je vis à ma grande surprise que la solution dans l'étuve avait changé de couleur; trois semaines environ après le commencement de l'expérience, *elle avait perdu sa couleur brun rougeâtre et était devenue jaune verdâtre comme les solutions exposées à la lumière.*

C'est pour deux raisons que les résultats des expériences décrites me semblent intéressants. Premièrement, parce qu'elles soutiennent la théorie de Wiener, qui dit que tous les pigments animaux sont susceptibles à la lumière, de même que les substances qui servent pour la photographie en couleur. Ces dernières forment des compositions qui, toutefois, répondent dans leur coloris à la couleur des rayons incidents, phénomène qui s'explique par le fait

connu que toutes les couleurs sont détruites par les rayons chromatiques absorbés, tandis qu'elles restent inaltérées par les rayons réfléchis. Il s'ensuit que seuls les pigments de même couleur que les rayons chromatiques incidents peuvent persister. Le pigment rouge des Vanesses absorbant surtout le violet, le bleu et le vert, sera altéré le plus par les rayons violets, bleus et verts, selon la théorie de Wiener. L'expérience nous a montré qu'il en est vraiment ainsi aussi pour la pratique.

Secondement, les expériences nous expliquent pourquoi des changements de coloration ont lieu chez le Papillon lorsque la chrysalide se développe, ou dans une température anormale, ou bien sous l'influence de la lumière monochromatique. Les effets d'une température plus élevée ou bien plus basse que de nature sont connus, il suffit de nommer Standfuss pour rappeler les résultats brillants obtenus dans cette direction. Ce qui nous intéresse ici le plus, c'est que les Chrysalides de *V. urticæ*, élevées au chaud, ou bien provenant d'un pays méridional, diffèrent de celles élevées dans une température moins haute *par leur couleur de fond plutôt rouge brunâtre que rouge-orange*. C'est donc vraiment l'influence toute directe *de la chaleur* qui est la cause de cette transformation de coloris. Tout dernièrement, M. Chaldokowsky a élevé des Chenilles de *Vanessa urticæ* dans la lumière monochromatique jaune, rouge et bleue. Il obtint trois exemplaires exceptionnels qui se distinguaient même d'une manière très curieuse des Papillons normaux. *Les changements répondent très bien à ce que nous venons d'observer pour les solutions du colorant exposées à la lumière chromatique*. Le Papillon aberrant élevé sous l'influence de la lumière jaune avait pris un coloris d'un rouge plus foncé que celui qui caractérise le Papillon normal. Deux autres formes aberrantes étaient écloses dans le vase bleu. Chez elles, le rouge était réduit et avait fait place, sur les ailes postérieures, à un noir grisâtre un peu transparent. Nous voyons donc que *non seulement la température, mais aussi la lumière*

agit d'une façon analogue sur le pigment qui se trouve dans l'Insecte vivant et sur le pigment mis en solution.

Il est très probable que c'est l'*addition d'oxygène* qui est la cause des transformations de la matière colorante observées sous la lumière bleue, du moins comme j'en ai fait l'expérience, tous les oxydants transforment les solutions du pigment dans des produits de pâle coloration jaune verdâtre. Les effets de *réduction* sont autant que nous les avons vus bien différents.

Au contact avec des *substances réductives*, les extraits pigmentés passaient au *jaune-orange* et gardaient cette couleur tant qu'une nouvelle oxydation n'avait pas lieu. Exposées à l'air, les substances réduites redevenaient rouges en prenant de l'oxygène.

Pour les solutions du pigment rouge toutes fraîches, l'addition et la soustraction d'oxygène se fait très vite, surtout pour les solutions contenant le pigment rouge des excréments et de l'intestin, les solutions du pigment rouge des écailles sont bien moins susceptibles à l'action de l'oxygène.

Il a été dit que les solutions rouges du pigment deviennent brunâtres exposées à l'air ou bien à une température d'environ 40° C.

Cette transformation nous rappelle l'*hémoglobine* qui elle aussi subit une métamorphose pareille si on l'expose à l'air ou à une chaleur médiocre. Le produit résultant est nommé *méthémoglobine*, substance qui, d'après les recherches de *Hüfner* et d'autres savants, représente une combinaison semblable à l'*oxyhémoglobine*, mais moins altérable que la dernière. Il paraît être le même pour la solution du pigment altérée par l'influence de l'air, et peut-être aurons-nous à y voir un phénomène tout à fait analogue.

Les résultats intéressants obtenus en traitant la matière colorante avec des substances oxydantes et réductives m'engagèrent à faire des expériences semblables avec de l'*acide carbonique* et l'*oxyde de carbone*.

Le gaz de l'acide carbonique, introduit dans une solution du pigment rouge des excréments de *Vanessa urticæ*, la fait passer dans une liqueur *rouge bleuâtre* nous rappelant le coloris carmin foncé du pigment dans l'épiderme des Chenilles, apparent après avoir cuit ces dernières. Bientôt il résulte *un précipité rouge couleur de carmin* qui, sous le microscope, se résout en petites granulations semblables à celles renfermées par les cellules épithéliales des chenilles et des chrysalides. Le liquide restant est verdâtre et donne la réaction de *Millon*, nous annonçant *la présence de substances aromatiques.*

Lorsque nous chauffons le tube à réaction contenant le précipité et le liquide verdâtre, le gaz de l'acide carbonique se dégage du pigment, formant de petites bulles d'air qui, en s'évaporant, donnent la réaction très nette. *Le pigment redevient soluble et la solution a la même couleur d'un jaune brillant que celles qui ont été réduites par le sulfite d'ammoniaque.* Il est évident que la matière colorante dans les excréments des *Vanesses* forme avec l'*acide carbonique des compositions insolubles dans l'eau, de couleur carmin.* Un résultat tout à fait semblable est obtenu lorsqu'on se sert d'une solution du pigment de l'intestin rouge, et il sera donc le plus étrange d'apprendre *que les extraits du pigment des écailles seuls ne sont pas altérés par le gaz. L'oxyde de carbone ne produit aucun changement dans les solutions du pigment rouge des Vanesses*, c'est donc tout le contraire que pour l'*hémoglobine,* et nous comprendrons qu'une Chrysalide puisse vivre, comme j'en ai fait l'expérience, pendant plusieurs jours dans une atmosphère qui tuerait un Vertébré en peu de minutes. Avant d'étudier expérimentalement si des combinaisons de l'oxyde de carbone et du pigment se formaient, j'avais observé que les Chrysalides qu'on plaçait dans une atmosphère d'oxyde de carbone se coloraient tout normalement; elles moururent le troisième jour, leur développement chrysalidaire achevé. Les vieux naturalistes ont eu raison lorsqu'ils disaient que les animaux dont le sang ne contenait

pas d'*hémoglobine* pouvaient vivre dans une atmosphère d'*oxyde de carbone*.

ANALYSE SPECTROSCOPIQUE DU PIGMENT ROUGE DES VANESSES

Les analyses spectroscopiques ont été faites pour les solutions du pigment des *excréments*, de l'*intestin* et des *écailles*, mais aussi pour le *pigment en substance*, *amorphe* et *cristallisé de Vanessa urticæ* et de *V. io*. Je me servis et de solution de la matière colorée *toute fraîche* et d'autres qui avaient été faites du pigment *purifié*. Une autre série d'extraits fut traitée par des *substances oxydantes*, une autre encore par des *substances réductives*, *acides* et *alcalines*. Pour faire l'analyse je me servis d'abord de l'*oculaire spectroscopique construit par Zeiss*, les résultats obtenus ont été controlés ensuite par la photographie. Par la grande libéralité du directeur de l'Institut physical de l'Université de M. le professeur Kayser et par l'amabilité de MM. Hagenbach et Konen, assistants à l'Institut physical, j'eus des photographies des spectres d'absorption très bien réussies. L'appareil servant à l'analyse spectroscopique construit par M. Kayser consiste en une caisse en bois qui porte sur sa face de devant une fente étroite. Une lampe électrique, dont les rayons lumineux passaient par un verre convexe, se trouvait à quelque distance de l'appareil, projetant sa lumière sur une cuvette contenant le liquide à analyser placée justement devant la fente. Les rayons qui passaient la cuvette étaient analysés par une *grille de Rowlande* qui se trouvait de l'autre côté de la fente à l'intérieur de la caisse en bois. La platte ou le filon sensible pouvait être entré par une ouverture dans la caisse, de façon à recevoir les rayons chromatiques de la lumière analysée.

En comparant les résultats obtenus par les deux méthodes de recherche il y eut des différences qui montraient combien il était nécessaire de recourir à la photographie, quand même la bande d'absorption la plus caractéristique était la

même, vue avec le spectroscope, c'est-à-dire avec les yeux, ou bien par la platte sensible. Les absorptions dans l'ultra-violet et dans le violet, inapercevables à l'œil, ressortent très bien sur la photographie et nous donnent des détails d'absorption que nous n'aurions jamais aperçus à l'aide du spectroscope.

L'analyse spectroscopique des solutions normales avait donné l'absorption suivante : absorption du violet jusqu'à environ 440 $\mu\mu$, bande très caractéristique dans le bleu et le vert entre 480 $\mu\mu$ et 510 $\mu\mu$, absorption faible de la partie externe du rouge. Nous voyons que : *l'absorption du pigment rouge des Vanesses est identique à celle d'une solution de l'urobiline.* Les bandes d'absorption sont naturellement plus larges dans les solutions concentrées, et deviennent étroites lorsqu'on ajoute de l'eau.

La photographie prouve que la faculté d'absorber la lumière change considérablement et avec le degré d'oxydation du pigment et aussi quand la réaction de la solution est acide ou bien alcaline, c'est ce que nous allons voir du suivant :

1. *Absorption des solutions fraîches et normales du pigment des excréments de* Vanessa urticæ. *Couleur de la solution rouge-rubis* (Pl. XII, fig. 1, 1*a*).

a) Diamètre de la cuvette 1 centimètre : absorption presque totale de l'ultra-violet jusqu'à environ 319$^{\mu\mu}$,8, absorption moins grande près de 369$^{\mu\mu}$,8. Bande d'absorption dans le bleu et le vert, entre 486$^{\mu\mu}$,6 et 516$^{\mu\mu}$,6, le plus foncé visible comme ombre pâle jusqu'à 546$^{\mu\mu}$,6, (fig. 1).

b) Solution moins concentrée, diamètre de la cuvette 1 centimètre. L'absorption dans la partie ultra-violette se décompose en deux bandes : l'externe, la plus large, est située entre 319$^{\mu\mu}$,8 et 353$^{\mu\mu}$,3 ; l'interne entre 358$^{\mu\mu}$,3 et 371$^{\mu\mu}$,3. La bande dans la partie bleu-vert du spectre a diminué de largeur ; elle est située entre 473$^{\mu\mu}$,6, et 513$^{\mu\mu}$,3.

c) Solution *a*, diamètre de la cuvette, 4 centimètres : absorption parfaite de l'ultra-violet jusqu'à 339$^{\mu\mu}$,8. Absorption moins forte jusqu'à 393$^{\mu\mu}$,3. La bande dans le bleu-

vert commence près de 456$^{\mu\mu}$,6, elle est le plus sombre entre 486$^{\mu\mu}$,6 et 516$^{\mu\mu}$,6 ; elle se termine en faible nombre près de 541$^{\mu\mu}$,6 (fig. 1*a*).

2. *Absorption de la solution fraîche qui après avoir été exposée à la chaleur a passé du rouge-rubis à la couleur de Sherry.* — Diamètre de la cuvette, 4 centimètres. L'absorption terminale et la bande dans la partie bleu vert sont devenues un peu plus larges (Pl. XII, fig. 2).

3. *Absorption d'une solution faite du pigment purifie. Couleur de la solution brun jaunâtre, un peu plus foncée que la solution 2.* — Changements considérables. L'absorption terminale a augmenté, tandis que la bande dans le bleu vert est devenue plus étroite (Pl. XII, fig. 4).

4. *Absorption d'une solution réduite par du sulfite d'ammoniaque. Couleur jaune brillant.* — Diamètre de la cuvette, 1 et 4 centimètres. Changements très remarquables. L'absorption terminale deux fois plus large que celle de la solution normale jusqu'à 443$^{\mu\mu}$,3. La bande d'absorption dans le bleu vert a presque totalement disparu (Pl. XII, fig. 5-5*a*).

5. *Absorption d'une solution oxydée par l'eau oxygénée* (H^2O^2). — Changements opposés à ceux produits par la solution réduite. L'absorption augmente et devient plus diffuse. Absorption terminale à suivre jusqu'à 353$^{\mu\mu}$,3. On voit quatre bandes d'absorption peu prononcées : la première, entre 358$^{\mu\mu}$,3 et 353$^{\mu\mu}$,3, correspond à la première bande des solutions normales (Voy. Pl. XII, 1-1*a*) ; la deuxième se trouve entre 388$^{\mu\mu}$,3 et 408$^{\mu\mu}$,3 ; la troisième entre 423$^{\mu\mu}$,3 et 438$^{\mu\mu}$,3 ; la quatrième correspond à la bande dans la partie bleu vert du spectre ; son maximum d'absorption se trouve entre 488$^{\mu\mu}$,3 et 498$^{\mu\mu}$,3 (Pl. XII, fig. 6).

6. *Absorption des solutions du pigment à réaction acide.* — 1 et 4 centimètres de diamètre.

a) *Acide acétique : Solution pure concentrée, rose.* — 4 centimètres de diamètre. Rien de remarquable, absorption normale un peu diffuse (Pl. XII, fig. 8).

b) *Acide hydrochlorique : Solution peu concentrée, rouge*

jaunâtre. — 1 et 4 centimètres de diamètre. Absorption terminale très forte jusqu'à 373$^{\mu\mu}$,3 interrompue près de 359$^{\mu\mu}$,8 par quelques lignes blanches. Commencement de la bande dans la partie bleu vert près de 438$^{\mu\mu}$,3. Maximum d'absorption entre 468$^{\mu\mu}$,3 et 508$^{\mu\mu}$,3 (Pl. XII, fig. 9-9*a*).

c) *Acide sulfurique : Solution à demi concentrée, couleur pourpre.* — 1 et 4 centimètres de diamètre. Absorption fort intéressante. Absorption terminale complète jusqu'à 383$^{\mu\mu}$,3. Quatre bandes d'absorption très bien prononcées : la première entre 358$^{\mu\mu}$,3 et 398$^{\mu\mu}$,3 ; la deuxième entre 388$^{\mu\mu}$,3 et 413$^{\mu\mu}$,3 ; la troisième entre 421$^{\mu\mu}$,6 et 464 $\mu\mu$; la quatrième entre 473$^{\mu\mu}$,6 et 508$^{\mu\mu}$,3, correspondant à la bande dans la région bleu vert du spectre.

Dans la cuvette de 4 centimètres de diamètre la première bande se fond à l'absorption terminale et aussi le reste des bandes est plus large (Pl. XII, fig. 10-10*a*).

7. *Absorption des solutions à réaction alcaline après avoir ajouté de l'ammoniaque : Couleur de la solution brun jaunâtre sale.* — Cuvette de 4 centimètres de diamètre. Les phénomènes d'absorption sont opposés à ceux observés dans les solutions acides. L'absorption terminale et la bande au bleu vert sont très bien prononcées, très foncées, mais moins larges que pour les solutions acides (Pl. XII, fig. 7-7*a*).

8. *Absorption de la solution fraîche et concentrée du pigment des écailles de* Vanessa urticæ, *de couleur rougeâtre.* — Absorption diffuse et assez forte. Absorption terminale jusqu'à 343$^{\mu\mu}$,3. Première bande peu prononcée, suit une absorption continuelle qui se fond à la bande dans la région du bleu vert, dont le maximum d'absorption s'étend jusque vers 533$^{\mu\mu}$,6 (Pl. XIII, fig. 11).

9. *Absorption d'une solution du pigment purifié des écailles de* Vanessa urticæ. *Couleur de la solution jaune brunâtre, concentrée.* — 1 et 4 centimètres de diamètre. L'absorption terminale plus forte que dans le pigment purifié des excréments. Bande 2 visible, bande 4 entre 473$^{\mu\mu}$,6 et 500 $\mu\mu$ (Pl. XIII, fig. 11*a*).

10. *Absorption d'une solution du pigment purifiée de l'intestin de* Vanessa urticæ. *Couleur brun jaunâtre.* — Comme 9. Absorption terminale plus forte que dans une solution toute fraîche (Pl. XIII, fig. 13).

11. *Absorption d'une solution du pigment des écailles de* V. io *à réaction acide. Couleur jaunâtre.* — 4 centimètres de diamètre. On ajoute de l'acide acétique. Absorption terminale jusqu'à 353$^{\mu\mu}$,3 et quatre bandes d'absorption peu prononcées : la première entre 358$^{\mu\mu}$,3 et 378$^{\mu\mu}$,3 ; la deuxième entre 388$^{\mu\mu}$,3 et 408$^{\mu\mu}$,3 ; la troisième entre 423$^{\mu\mu}$,3 et 433$^{\mu\mu}$,3; la quatrième entre 473$^{\mu\mu}$,3 et 503$^{\mu\mu}$,3 ; l'absorption devient moins grande dans la région du bleu vert (Pl. XIII, fig. 14).

12. *Absorption d'une solution toute fraîche du pigment des excréments de Vanessa io. Couleur jaune rougeâtre.* — L'absorption est presque la même que pour le même pigment chez *Vanessa urticæ.* La solution du pigment des excréments de *V. urticæ* absorbe davantage le bleu, celle du pigment de *V. io* le violet (Pl. XIII, fig. 15-15*a*).

En résumé, nous pouvons dire : *Les pigments rouges de* V. io *et de* V. urticæ *absorbent tous les deux d'une manière très caractéristique les rayons verts, bleus et violets. L'absorption consiste dans une absorption terminale des rayons ultraviolets, de trois bandes moins distinctes dans le violet et l'indigo et d'une bande presque toujours (excepté les solutions réduites) très bien prononcée dans le bleu vert.* — L'addition d'oxygène et des acides augmente l'absorption du bleu et de l'indigo, la soustraction d'oxygène, au contraire, efface les bandes d'absorption dans le bleu vert et l'indigo et augmente d'une manière très considérable l'absorption terminale.

Il est à remarquer encore que les bandes 1 et 2, si bien prononcées dans les solutions du pigment faites avec de l'*acide sulfurique* sont aussi caractéristiques pour le spectre des solutions de la *chlorophylle* et encore que les solutions du pigment de la *cochenille* donnent une absorption tout à fait analogue à celle du *pigment rouge des Vanesses* (Pl. XIII, fig. 16-17*a*).

LES PRÉCIPITANTS DE LA MATIÈRE COLORANTE DES VANESSES

Un grand nombre de réactifs, ajoutés aux solutions du pigment rouge des *Vanesses*, produisent un précipité coloré. On trouve cependant que les précipitants du pigment de l'intestin et des excréments n'abattent pas toujours les colorants des écailles. L'*alcool*, par exemple, précipite le *pigment des excréments* lorsqu'on ajoute trois ou quatre fois le volume à une solution aqueuse du pigment. Pour précipiter le *pigment de l'intestin*, la quantité doit être huit ou dix fois plus grande que le volume de la solution. Il est cependant encore bien plus difficile de précipiter *le pigment des écailles,* l'alcool presque concentré n'empêche pas que le pigment reste en solution. Les précipités obtenus par l'alcool dans les solutions *du pigment des excréments* et *des écailles de Vanessa urticæ* sont *rouge jaunâtre* ou *brun rougeâtre*. Ceux du *pigment de l'intestin* forment des *flocons jaune brunâtre*. Séparés du liquide, les précipités forment une masse gélatineuse qui, en desséchant au contact de l'air, se transforme en une substance dure de couleur *brun noirâtre*. Sur du papier la matière sèche du pigment donne des traits *carmin foncé*. Les précipités causés par l'alcool restent solubles dans de l'eau, même encore après des mois (cinq); la solubilité du pigment se perd cependant lorsque le procédé de précipitation est répété. Probablement que c'est le contact de l'air, en desséchant, qui en est la cause, puisque les précipités primaires ne sont pas même solubles avec de l'eau chaude, quand on les expose à l'air pendant plusieurs jours. La substance colorante n'est point précipitée en ajoutant à l'alcool un peu de l'*acide chlorhydrique,* au moment qu'on *neutralise* le précipité apparaît.

Le précipité du pigment rouge, insoluble dans l'alcool pur, se dissout lorsque nous ajoutons de l'*acide chlorhydrique*, c'est-à-dire qu'une décomposition de la matière colorante a lieu; *l'alcool s'empare du colorant, laissant un*

précipité grisâtre au fond du tube, soluble dans de l'eau, au moins en partie. Cette expérience nous montre que le pigment rouge des *Vanesses* représente une combinaison de deux substances, *d'un colorant avec le spectre de l'urobiline et d'une base avec le caractère des albuminoïdes.* Une combinaison toute pareille nous est donnée dans l'*hémoglobine.* Le colorant du sang des Vertébrés, l'*hématine*, elle aussi, est soluble dans de l'alcool acide, tandis que sa base albumineuse, la *globine*, reste insoluble.

A côté de l'alcool, ce sont les *acides minéraux* qui représentent des précipitants du pigment rouge des *Vanesses*, mais seulement lorsqu'on les ajoute aux solutions en très petites quantités. Les précipités du pigment des excréments et de l'intestin sont bien plus volumineux que celui du pigment des écailles. Quant à la couleur, j'ai trouvé que le précipité de l'*acide chlorhydrique* était *rouge*, il se dissout dans un *surplus de l'acide* — celui de l'*acide azotique* était *blanc*, — *il se dissout au chaud et revient au froid*, réaction particulière pour toutes les *albuminoses* et les *histones.* Quand la substance en solution a été chauffée, après y avoir ajouté de *l'acide azotique*, *le précipité devient jaune.*

L'*acide tungstique phosphoré* (Phosphorwolframsäure), ajouté aux solutions du pigment, les fait passer au *violet.* La couleur du précipité semble d'abord violet brunâtre et devient après peu de temps rouge jaunâtre.

L'*acide acétique* abat un précipité *rouge* qui se dissout dans le surplus de l'acide si la solution contient du *pigment des écailles ou de l'intestin.* Il faut ajouter beaucoup d'acide pour résoudre le précipité du *pigment des excréments.* En faisant bouillir la solution acide du pigment rouge, on observe la formation d'un pigment brunâtre rappelant l'*hémine.*

Les sels des bases métalliques des alcalis fixes représentent une troisième catégorie de précipitants. Le *chlorure de sodium,* le *sulfate d'ammonium* et le *sulfate de magnésium* donnent des précipités du pigment si les solutions de la matière colorante en sont presque saturées.

On obtient des précipités très volumineux lorsqu'on ajoute aux solutions de la matière colorée *les sels des métaux pesants*.

Le précipité de l'*acétate basique de plomb* $[(C^2H^3O^2)^2 Pb + 3H^2O]$ se forme aussitôt le réactif ajouté, sa couleur est *rouge jaunâtre*. Le précipité du *chlorite de mercure* est d'abord *orangé*, après quelques jours nous voyons des *cristaux sphériques brunâtres*. Le *sulfate de cuivre* donne un précipité *brun sale* après environ douze heures. Le *nitrate d'argent* produit momentanément un précipité *rouge jaunâtre* qui devient *brun rouge*, plus tard *noirâtre*. Le pigment précipité reste une solution à fluorescence verte.

Le *tannin* précipite le pigment seulement lorsqu'on ajoute en même temps du *chlorure de sodium*, la couleur du précipité qui se dissout dans le liquide de potasse et de soude est *brun jaunâtre*, si nous ajoutons un surplus d'alcali il résulte un précipité brun.

Le *ferrocyankalim combiné avec de l'acide acétique* donne, ajouté aux solutions du pigment rouge, un précipité de même coloration. Un peu après la couleur du précipité passe au *bleu*, réaction encore plus prononcée lorsqu'on prend à la place de l'acide acétique de l'*acide hydrochlorique*.

Le liquide de potasse et de soude ainsi que l'ammoniaque font paraître un précipité *brun jaunâtre*.

Le réactif de Stokes (1) ainsi que l'*acide carbonique* donnent un précipité *carmin bleuâtre*.

En résumé, les expériences prouveront : *que la solution des pigments rouges des Vanesses est précipitée par les mêmes réactifs qui produisent des précipités dans des solutions d'albumine, ce qui nous montre la nature colloïde du pigment*. Les différences qui caractérisent le pigment des écailles, comparé au pigment de l'intestin et des excréments, indiquent un changement de constitution analogue aux transformations qui se produisent, par le procédé de la digestion, dans la molécule de l'albumine.

(1) Réactif de Stokes : solution de ferro-tartrate d'ammoniaque.

RÉACTIONS DU PIGMENT DES VANESSES PROUVANT LA PRÉSENCE DE CORPS ALBUMINEUX

D'après ce que nous savons de la nature du pigment rouge des *Vanesses*, il doit nous paraître très probable que la substance en question appartient au groupe des *Protéides*. Cependant on ne voudrait soutenir une telle hypothèse sans avoir fait les réactions les plus caractéristiques prouvant la présence du corps présumé : la réaction du *xanthoprotéine,* de Millon, du *biuret,* de Liebermann, et de Adamkiewicz.

a) *Réaction du xanthoprotéine.* — En ajoutant de l'*acide azotique* aux solutions du pigment rouge, il résulte un précipité blanc qui, comme nous venons de le voir, est soluble au chaud, et qui réapparaît aussitôt la solution refroidie. La couleur du précipité est alors jaune et passe à l'orangé lorsque nous neutralisons avec de l'ammoniaque.

b) *Réaction de Millon.* — Quelques gouttes du réactif, introduites dans une solution de pigment rouge qu'on fait cuire, font passer la couleur de la solution au rose, ensuite il se forme un précipité très volumineux de couleur rouge orange.

c) *Réaction du biuret.* — Le sulfate de cuivre, ajouté en très petites portions à la solution du pigment, fait aussitôt paraître un précipité ; en ajoutant encore du liquide de potasse, la solution devient faiblement violette ; avec de l'ammoniaque, au lieu de la potasse, la solution devient bleuâtre. Le changement de coloration est bien moins caractéristique que, par exemple, dans une solution de blanc d'œuf.

d) *Réaction de Liebermann.* — Il en est de même pour cette réaction qui ne donne rien de très caractéristique. Au lieu de devenir d'un beau violet, après avoir ajouté de l'acide sulfurique et de l'acide hydrochlorique au pigment en substance, la solution du pigment apparaît violet rougeâtre.

e) *Réaction de Adamkiewicz.* — Cette réaction donna de meilleurs résultats. Aussitôt qu'on ajoutait de l'*acide sulfurique* à la solution du pigment des écailles de *Vanessa urticæ*, on apercevait, à la place où les deux liquides se touchaient, un cercle rougeâtre qui était succédé par un autre de couleur violette, et puis par un troisième de couleur bleue.

Enfin, il me semblait nécessaire de rechercher si les pigments rouges des *Vanesses* donnaient des réactions semblables aux pigments produits par la digestion, connus sous le nom de *Protéinochrome* (Klug), *Protéinochromogène* (Stadelmann) et *Tryptophane* (Neumeister).

La *Protéinochrome* a, par sa couleur, le plus de ressemblance avec notre pigment. La solution est riche d'oxygène et passe au violet lorsqu'on ajoute de l'eau chlorurée, c'est une réaction très caractéristique, qui n'apparaît pas si nous nous servons d'une solution de notre pigment. *Le pigment des Vanesses ne peut donc pas être identifié avec le Protéinochrome.*

En résumé, *les réactions prouvent clairement la présence d'un groupe aromatique dans la molécule du pigment rouge des Vanesses,* chose importante pour vérifier ce que nous avons déjà supposé : *la nature albumineuse de la matière colorante des Vanesses.*

RÉACTIONS DU PIGMENT ROUGE DES VANESSES PROUVANT LA PRÉSENCE DE L'UROBILINE ET DE LA BILIRUBINE

Je viens de dire plus haut que l'absorption caractéristique de la lumière par les solutions du pigment rouge des *Vanesses* nous rappelle beaucoup le spectre de l'*urobiline.* C'est cette observation qui m'engagea à faire les réactions suivantes : je neutralisai avec de l'*ammoniaque* la solution du *pigment des écailles de Vanessa urticæ,* qui n'avait pas été précipité par une quantité d'alcool huit fois plus grande ajoutée avant de faire la réaction. Aussitôt parut *une fluorescence verte très bien prononcée* à la surface du liquide

dont la couleur avait passé du rouge jaunâtre au *jaune clair*. Cette fluorescence augmentait encore lorsqu'on ajouta un *grain de chlorure de zinc* qui se dissout dans le liquide. Le changement de couleur produit par l'ammoniaque et la fluorescence verte sont deux réactions tout à fait caractéristiques pour les solutions contenant de l'*urobiline*.

Il a été dit que le pigment rouge des *Vanesses* est un peu soluble dans le *chloroforme*. Lorsque nous ajoutons à une telle solution du pigment quelques gouttes d'*acide azotique* contenant de l'*acide nitreux*, nous voyons apparaître là où les deux liquides se touchent, un cercle d'abord *jaune verdâtre*, passant au *vert brillant*, suivi d'un *cercle bleu* qui s'efface très vite pour faire place ensuite à un *rouge* et à un *jaune*. Les cercles *vert* et *rouge* restent visibles le plus longtemps. Peu à peu les couleurs s'effacent toutes et le liquide prend une teinte *jaunâtre*.

Dans une solution *aqueuse* du pigment, les effets de couleur sont moins brillants ; dans une solution *alcoolique*, le vert et le bleu sont pleins d'éclat, mais la réaction est si violente qu'il est difficile d'observer la succession de couleurs si l'acide n'est pas ajouté avec grande précaution.

Une autre méthode pour reconnaître la présence de *pigments biliaires* a été trouvée par Huppert-Salkowski. Elle aussi m'a donné de très beaux résultats. La solution aqueuse du pigment est neutralisée en y ajoutant de la *soude*. Un surplus de soude la rend alcaline, et maintenant le pigment est précipité par du *chlorure de calcium*. Le précipité est dissous dans de l'*acide hydrochlorique alcoolique*, et la solution obtenue traitée par de l'*acide nitrique et de l'acide nitreux donne la réaction de Gmelin avec grand éclat*.

En faisant les mêmes réactions avec de la *bilirubine* et de la *biliverdine*, il résulta un effet de couleurs tout à fait analogue, ce qui nous prouve que les matières colorantes de la bile doivent avoir une nature semblable à celle du colorant des écailles rouges des *Vanesses*.

On pourrait croire que la présence d'un corps parent à la

bilirubine exclurait la présence d'un autre donnant les réactions de l'*urobiline*. Il n'en est pas ainsi cependant, puisque nous rencontrons aussi dans la bile et autre part à la fois les deux colorants.

Il est très curieux que le pigment des *Vanesses* donne, lorsqu'il est cristallisé, une réaction au contact de l'*acide sulfurique*, particulière jusqu'alors aux corps pigmentés de *nature graisseuse*, aux *lipochromes*. Les cristaux colorés en rouge sont transformés dans une substance bleue ou bleu noir. Mais puisque les *lipochromes* diffèrent considérablement de notre pigment au point de vue de leur solubilité, la réaction, malgré le résultat positif, ne permet pas d'identifier les deux substances du premier abord. Nous aurons encore à parler de cette relation tantôt.

RÉACTIONS POUR PROUVER LA PRÉSENCE DU SUCRE DANS LE PIGMENT ROUGE DES VANESSES

Les expériences montrent que les solutions *du pigment rouge* des *Vanesses* ont la faculté *de réduire les solutions alcalines du sel de sulfure de cuivre* (solution de Fehling), ainsi que *les solutions ammoniacales du sel nitrique de l'argent* ($AgNO^3$). Cette faculté particulière aux solutions contenant du *sucre* revient cependant aussi à l'*acide urique*, à la *mucine* et aux *aldéhydes*.

Pour décider si le pigment des *Vanesses* contenait du *sucre* ou bien une des autres substances nommées, je l'examinai à l'aide du *saccharimètre*. Le résultat fut négatif, c'est-à-dire on ne put constater une rotation du plan de polarisation, ni à gauche, ni à droite. La solution ne contenait donc, ou bien pas de sucre avec la faculté de polariser la lumière, ou bien à côté du sucre une autre substance, par exemple de l'albumine, qui tourne le plan de polarisation à gauche, tandis que le sucre pouvait compenser cette rotation en le tournant de l'autre côté. Cette dernière supposition me semblait très probable puisque la solution du pigment donne,

comme nous venons de voir, toutes les réactions d'une substance albumineuse.

J'eus donc recours à une troisième méthode. On sait que le sucre donne des produits bien cristallisés si ses solutions sont cuites pendant quelques heures avec un mélange de trois parties de *phénylhydrazine* et de deux de *natrium acétique.*

Faisant cette expérience avec le pigment rouge, j'eus pour résultat *une substance cristallisée rappelant les trousses d'osazone que Pavy avait obtenues en traitant une solution de blanc d'œuf de la même manière.* La quantité de cristaux était la plus grande lorsque je me servais de la substance résidue en évaporant l'alcool dans lequel j'avais conservé le précipité du pigment.

Pour accélérer le procédé de cristallisation, il était bon de résoudre avec de l'alcool chaud les croûtes dentritiques brun rougeâtres qui s'étaient formées d'abord dans le mélange. En ajoutant de l'eau froide à la solution alcoolique, au bout de quelques heures le précipité commençait à se former et bientôt on voyait sous le microscope de fines aiguilles qui s'agglutinèrent en belles trousses jaunâtres. Les produits cristallisés étaient très rares pour les solutions du pigment des *écailles,* ce qui s'accorde avec l'observation que leur faculté de réduire est aussi moins grande comparée aux solutions des autres pigments.

Enfin je me posais la question, si peut-être la substance réductive était contenue dans une combinaison pareille au *glycogène,* et qu'elle faisait partie de la molécule du colorant. Il fallait donc procéder à décomposer la molécule de la substance colorante en la digérant avec une solution contenant 2 p. 100 d'acide hydrochlorique ou bien 10 p. 100 de l'acide sulfurique au chaud. Le procédé dura trois heures. Si la substance contenait du glycogène ou bien une matière parente, elle devait être après cela décomposée en sucre et on devait avoir, en opérant avec la solution neutralisée d'abord comme il a été décrit plus haut, une quantité de

cristaux d'osazone plus grande qu'auparavant. Je ne pus cependant constater une différence de quantité pour les cristaux qui d'ailleurs se formaient plus vite, la solution digérée. *Il est donc évident que le sucre accompagne la substance colorante, mais qu'il n'y est pas contenu comme corps rapproché du glycogène*, ce qui résulte aussi de l'observation que la substance réduisante est extraite par l'*alcool*.

LES SELS FORMÉS PAR LE PIGMENT ROUGE DES VANESSES

Les solutions aqueuses du pigment rouge des Vanesses sont de nature *acide*. Du papier de Lakmus bleu devient rouge au contact du liquide coloré, et le papier Lakmoïde change sa couleur dans le même sens. Le papier Lakmoïde reste rouge et aussi une teinture de cochenille lorsqu'une solution du pigment rouge des Vanesses lui est ajoutée, ce qui ne serait pas le cas si nous avions affaire à un sel acide.

Avec de l'*eau de chaux* (Calciumhydroxyd) et de l'*eau de baryte* (Baryumhydroxyd), *les solutions du pigment rouge forment des sels colorés et cristallisables*. Le *sel du calcium* est jaunâtre, celui du *baryum* plutôt rose. Il paraît que les cristaux des deux substances appartiennent au système monocline; on distingue deux axes optiques et les cristaux ont la faculté de réfracter doublement la lumière. L'absorption de la lumière est pour les cristaux des deux sels la même que pour le pigment tout seul.

Il se forme aussi des produits cristallisés en ajoutant aux solutions du *sublimé*, ou bien en neutralisant le *précipité hydrochlorique avec de l'ammoniaque*. Nous obtenons des *plaques hexagonales* lorsque nous ajoutons de l'*ammoniaque* à une *solution hydrochlorique* du pigment.

LA NATURE CHIMIQUE DU PIGMENT ROUGE DES VANESSES

Nous venons de voir que le pigment en question est caractérisé par des réactions particulières aux corps albumineux.

Comme ces derniers, la substance colorante est soluble dans de l'eau, comme ces derniers, elle est précipitée de ses solutions par l'alcool, par les sels des métaux pesants, les sels de bases métalliques des alcalis fixes, par les acides minéraux, par l'acide acétique, par le tannin en présence du chlornatrium, le ferrocyankalium et l'acide acétique, en un mot *par tous les précipitants caractéristiques pour les substances albumineuses. Comme les protéides, les solutions du pigment donnent les réactions de la xanthoprotéine et de Millon.* Il est vrai que la réaction du biuret et celle de Liebermann ne donnèrent que des résultats peu prononcés, ce qui se comprend cependant, considérant la présence d'une *glycose* réduisante qui empêchera toujours que la couleur attendue se forme. Mais la présence d'une glycose ne parle non plus contre la nature albumineuse de notre pigment, puisque Pavy a montré que presque toujours les substances albumineuses sont accompagnées de sucre, contenu d'abord dans la molécule protéide et se décomposant très facilement.

Mais, nous demanderons-nous, à quel groupe de Protéides notre pigment appartiendra-t-il? Les réactions montrent que la substance en question se rapproche le plus des *albuminoses et des histones.*

Comme le précipité de l'*acide azotique* de ces dernières, celui du pigment se dissout au chaud et revient lorsque la solution se refroidit.

La solubilité du pigment dans de l'eau froide et dans de l'eau chaude et la possibilité d'être précipité par le *sulfure de cuivre* le classe parmi les *albumoses de premier ordre* nommées *protalbumoses.*

Nous avons dit que le pigment rappelait aussi les *histones.* Ces derniers cependant ne donnent pas de précipité avec de l'*acide acétique;* d'autre part, les histones peuvent être précipités de leur solution *hydrochlorique* par la *liqueur d'ammoniaque* et produisent eux-mêmes des précipités dans des solutions *albumineuses,* caractères qui reviennent aussi *au*

pigment des Vanesses. Une différence essentielle entre les *histones* et le *pigment rouge*, c'est que les premiers sont déjà précipités de leur solution en leur ajoutant *un peu de sel des bases métalliques des alcalis fixes*, tandis que la solution du pigment doit être *saturée* avec le sel avant qu'une précipitation se fasse ; et encore : lorsqu'on ajoute du *chlornatrium* aux solutions des *histones* il y a *coagulation* dans la chaleur. Quant au *pigment*, sa solution reste *incoagulable*, du *chlornatrium* ajouté ou non.

Sous un regard, le pigment nous rappelle encore un autre groupe de corps albumineux, c'est-à-dire les *globulines*. Ces dernières ont la particularité d'être précipitées, si du *gaz acide carbonique* est introduit dans leur solution. Nous avons observé que les solutions du pigment rouge de l'intestin et des excréments montraient la même particularité, et il est dit que le composé albumineux de l'*hémoglobine,* la *globine* aussi donnait cette réaction.

Nous avons constaté que comparable à l'*hémoglobine*, le pigment rouge des *Vanesses* contenait du *fer* (formation du bleu de Berlin, au contact du ferrocyankalium et de l'acide hydrochlorique) et, comme le pigment du sang des Vertébrés, le pigment du Papillon avait la propriété de former *des combinaisons peu stabiles* avec l'*oxygène*. Cette faculté distingue le *pigment rouge* des *Vanesses* de tous les produits albumineux de la digestion, et lui attribue les qualités des *pigments respiratoires*.

Se pourrait-il que notre pigment soit identique avec un des pigments respiratoires connus. En premier lieu, il faudra penser à l'*hémoglobine* qui a été découverte aussi dans le sang d'un grand nombre d'Invertébrés. On ne pourrait nier qu'il y ait des rapports très évidents entre les deux pigments, mais on n'oserait parler d'une idendité de composition rien qu'en considérant les différences d'absorption que le spectre des deux substances nous offre. Mais les grandes analogies entre les deux matières colorées nous frappent pourtant : le changement de couleur du pigment

réduit et oxygéné et les différences du spectre qui s'ensuivent, la transformation du pigment exposé à l'air dans un corps moins facile à réduire, sa grande sensibilité pour la température et pour la lumière, la qualité d'être cristallisable, et enfin sa composition de deux substances d'un corps albumineux liées à un colorant, combinaison qui peut être séparée par l'action des acides.

Le fait qui cependant me semble le plus important à prouver les rapports entre les deux substances, ce sont les réactions qui nous montrent *que le pigment des Vanesses contient de la bilirubine et de l'urobiline*, *tous les deux dérivant de l'hémoglobine*.

Les autres pigments respiratoires trouvés dans le sang des Invertébrés n'ont pas autant de rapports avec notre pigment; la *chlorocruorine verte* et l'*hémoérythrine rose* dans le sang des *Vers* ne ressemblent au *pigment des Vanesses* que par le rôle physiologique qu'ils jouent pendant la vie de l'animal. Leur spectre est bien différent de celui des colorants rouges en question, et la seule relation qui pourrait rapprocher les deux matières, c'est *leurs rapports avec l'hémoglobine*, car aussi la *chlorocruorine* peut être transformée dans une substance avec les caractères d'un dérivé de l'*hémoglobine*.

Nous avons constaté que le *pigment des écailles chez les Vanesses différait en quelque sorte de la matière colorante de l'intestin et des excréments*. Étant devenu colorant de l'épiderme, le pigment paraît avoir perdu à un certain point la faculté de former des combinaisons instables avec l'oxygène, faculté qui le caractérisait auparavant comme pigment respiratoire. Aussi semble-t-il renfermer moins d'*albumine* et moins de *sucre*; en un mot *le pigment des écailles joue le rôle d'une excrétion*, *tandis qu'il est auparavant substance précieuse entretenant l'assimilation dans le corps de l'Insecte*.

Les pigments épidermiques dérivant de l'*hémoglobine* que nous rencontrons chez les Vertébrés et chez un nombre

d'Invertébrés résultent d'une métamorphose toute pareille. Sont à nommer : l'*hématine*, l'*hématoporphyrine*, l'*urobiline* et la *bilirubine*. Les expériences prouvent que ces matières dérivent toutes de l'*hémoglobine*, mais, chose curieuse, il arrive très souvent que la peau d'un animal est colorée de l'une ou l'autre des substances nommées sans qu'on puisse constater la présence de la substance mère, de l'*hémoglobine* dans le sang.

La *biliverdine*, par exemple, colore les écailles de plusieurs espèces de *Turbo* et de *Trochus*; l'*urobiline* a été trouvée dans le pigment rouge de l'épiderme des *Limax rouges*, sans que le sang des Mollusques nommés contienne de l'*hémoglobine*. Il n'est donc plus étrange qu'on trouve comme colorant, chez les Papillons, une substance avec les propriétés des *pigments biliaires* sans pouvoir prouver la présence de l'*hémoglobine*. *Il est cependant nouveau de rencontrer des matières donnant les réactions de la bilirubine et de l'urobiline en combinaison avec une substance albumineuse jouant un rôle physiologique pareil à l'hémoglobine.*

En résumé, on pourra dire : *Le pigment rouge des Vanesses représente une combinaison d'une matière albumineuse avec un colorant, combinaison comparable à l'hémoglobine. La matière albumineuse ressemble le plus aux albumoses, quelques-unes de ses réactions la rapprochent cependant aussi des histones. Le colorant semble être identique avec la bilirubine et l'urobiline, sa manière de cristalliser, d'absorber la lumière, sa couleur et ses réactions particulières sont toutes caractéristiques pour les pigments de la bile et de l'urine des Vertébrés. Le pigment rouge peut être décomposé par l'alcool acide qui s'empare du colorant laissant le corps albumineux en résidu. Le pigment qui se trouve dans les écailles du Papillon est à regarder comme le résultat d'une décomposition pareille se manifestant sous plusieurs rapports par ses réactions différentes de celles que nous obtenons en soumettant les pigments de l'intestin et des excréments aux opérations chimiques.*

L'ORIGINE DU PIGMENT ROUGE ET SON RÔLE PHYSIOLOGIQUE

Je ne suis pas la première qui ait soupçonné qu'il y avait un rapport entre les matières colorantes des écailles des Lépidoptères et les pigments que la Chenille reçoit avec sa nourriture.

Nous savons que *Poulton* a fait l'expérience que les Chenilles avaient besoin d'une nourriture contenant de la chlorophylle ou de l'étioline, pour pouvoir former certaines couleurs épidermiques.

Dans mon dernier travail sur ce sujet, j'ai soutenu que non seulement les couleurs de la Chenille, mais aussi celles du Papillon dérivaient de la chlorophylle absorbée par la Chenille et transformée en coloris rouges. Une découverte tout à fait inattendue m'a mise dans le cas de prouver ce que je n'avais pas soupçonné jusqu'alors.

L'intestin de la Chenille des *Vanesses*, après avoir pris de la nourriture, contient, comme il a été dit, un liquide vert dont l'extrait alcoolique a le spectre de la *chlorophylle.* Nous savons aussi que les cellules épithéliales de l'intestin absorbent cette liqueur verte qui, par ce processus d'absorption, est transformée en un dérivé de la chlorophylle nommé *chlorophyllane*, se distinguant par une absorption de la lumière fort caractéristique.

Nous nous rappelons aussi que le contenu vert des cellules passe au jaune et à la fin au rouge quand le temps approche où la Chenille va se transformer en Chrysalide. J'avais conclu que la matière rouge était dérivée du pigment vert et je fus très satisfaite lorsqu'au bout d'un an j'eus des préparations qui prouvaient clairement que je ne m'étais pas trompée.

Pour voir si du pigment rouge se formait dans l'intestin de la Chenille, lorsque celle-ci est mise au jeûne, je fis des préparations de l'intestin de plusieurs Chenilles qui avaient jeûné pendant quelques jours. Les préparations étaient

incluses dans de la gélatine glycérinée. Je m'attendais à trouver les intestins entièrement débarrassés de restes de nourriture, mais je m'étais trompée. Les intestins étaient encore remplis de matière végétale, mais je m'aperçus sous le microscope que la nourriture était bien mieux utilisée que ce n'est le cas sous des conditions normales. *Les granules de chlorophylle dans les cellules végétales étaient tombées en petits morceaux ou transformées dans une masse de couleur orange qui ressemblait aux granulations pigmentées dans les cellules de l'épithélium.* La préparation examinée le lendemain montrait un nombre de petits cristaux clinorhombiques qui s'étaient formés depuis. Une année et demie environ s'était écoulée lorsque je soumis les mêmes préparations à un nouvel examen très soigneux. Ma surprise fut grande quand je vis que partout, *dans les cellules de l'intestin et dans les cellules du contenu végétal, une formation de pigment rouge avait eu lieu.* On pouvait suivre pas à pas l'origine de cette matière colorante : d'un côté, les granulations vertes intactes de la chlorophylle ; de l'autre, les belles trousses de cristaux rouges, et les deux reliées par un grand nombre d'intermédiaires, qui nous montraient toutes les transformations que la chlorophylle passe pendant sa métamorphose. Nous voyons sur les préparations comme les granules de chlorophylle tombent en petits grains ou vésicules verdâtres d'abord, puis passent à un coloris d'un vert jaunâtre sale. Transformés en une masse amorphe jaune-orange ou en grains rouge-carmin ou bien brunâtre, les dérivés de la chlorophylle peuvent être trouvés à côté de granules d'aspect normal. D'autre part, on observe que les vésicules vertes de chlorophylle donnent naissance à de petits cristaux clinorhombiques de couleur rouge-orange. Dans quelques cellules végétales, les corps de chlorophylle semblent rester intacts ; en les considérant de plus près, nous voyons cependant que ces granules verdâtres sont hérissés de fines aiguilles rouges ou oranges, parfois avec des reflets verts. Là où la métamorphose de la chlorophylle

est arrivée au bout, nous trouvons à la place de grains de chlorophylle des groupes de cristaux carmins ou brun-rouge ; les traces de la substance verte ont alors complètement disparu. *Là où les grains de chlorophylle nous semblent encore verdâtres, nous trouvons l'absorption particulière à la chlorophyllane, mais où la matière rouge paraît, les effets d'absorption deviennent identiques à ceux du pigment rouge à l'absorption de l'urobiline.* Il est donc évident que la chlorophylle se transforme dans la matière colorante de l'Insecte.

La question qui nous intéressera maintenant, après avoir constaté les rapports entre le pigment des Vanesses et la chlorophylle, sera la suivante : est-ce que c'est la chlorophylle elle-même qui se transforme en matière rouge ou bien les colorants que nous observons sont-ils identiques à la *xanthophylle* ou pigment jaune qui a été trouvé comme accompagnant la chlorophylle. D'après tout ce que nous observons, il me semble qu'il n'y a pas à douter que la matière rouge est un dérivé de la chlorophylle elle-même. Où resterait la substance verte dans les cellules contenant les trousses de cristaux rougeâtres? Nous n'observons point une réduction apparente des granulations de chlorophylle lorsqu'elles se transforment en matière rouge ; pourvu que les produits de la métamorphose restent amorphes, la substance du grain de chlorophylle ne pourra donc non plus disparaître, laissant place à la xanthophylle. Une transformation de la chlorophylle en matière rouge a d'ailleurs aussi été constatée d'autre part, phénomène auquel nous aurons à revenir.

Il paraît que la transformation de la chlorophylle en matière rouge, brunâtre et jaune est due à des conditions toutes particulières. La Chenille de *Botys urticata*, par exemple se nourrit de la même plante que celle de *Vanessa urticæ*; cependant ni elle ni sa Chrysalide sont en cas de former des produits rouges. On a basé sur cette relation l'hypothèse que les colorants des plantes étaient sans aucune importance pour les pigments qui apparaissent dans l'épi-

derme de l'Insecte. On ignorait que la constitution particulière des différents insectes pouvait transformer une même substance dans des produits bien différents. Dans l'intestin de *Botys urticata*, la chlorophylle résorbée est transformée dans une masse brunâtre qui se cristallise parfois en fines aiguilles vertes à reflets jaunâtres, comme elles se trouvent aussi au début de la métamorphose de la chlorophylle dans l'intestin des *Vanesses*. Mais au lieu de passer au jaune et au rouge, la masse brunâtre devient toujours plus foncée et se transforme au contact de l'air dans une matière noirâtre pareille aux produits colorés d'oxydation du sang des Papillons. Les recherches de Fürth et de Schneider nous ont montré que les substances mélanines dans le sang des Insectes se forment par l'action d'un enzyme sur une substance aromatique qui se joint à l'oxygène de l'air. *Le pigment rouge des Vanesses* aussi contient, comme nous l'avons vu, un groupe aromatique, et malgré cela il résulte à la place d'un colorant brun ou brun-noir, au premier degré de l'oxydation, un pigment d'un beau rouge-rubis et puis une substance vert jaunâtre, et, l'oxydation poussée encore plus loin, un produit incolore. Il faudrait donc admettre que l'enzyme spéciale qui activait chez *Botys urticata* la formation des coloris foncés, n'existe pas dans l'intestin des *Vanesses*. Mais puisque les Chrysalides des *Vanesses* sont capables de produire des colorants noirâtres à la fin de leur vie chrysalidaire, elles n'en peuvent pas être totalement dépourvues. De l'autre côté, on a trouvé (1) un phénomène tout semblable chez les plantes dont le suc a la propriété de se transformer en matière colorée et sous les m mes conditions que le sang des Insectes.

Gonnermann a constaté que chez la Rave, par exemple, la formation de substances colorantes n'avait pas toujours lieu et ne se faisait pas non plus dans tous les organes de la

(1) Gonnermann, *Homogenitinsäure die farbenbringende Substanz einiger Rübensäfte* (Pflüger's Archiv f. die Gesamte Physiologie, Bd LXXXII, 1900, p. 289).

plante, bien qu'il y pût constater la présence de l'enzyme. Il trouva pour que la formation de la matière colorante se produisît, qu'il fallait que, sous l'action de l'enzyme, les albuminates de la plante se décomposant d'abord en *tyrosine*, cette substance aromatique apparût, alors seulement les colorants pouvaient se former.

Les toutes jeunes plantes sont dépourvues de *tyrosine*; elle se forme peu à peu dans tout le corps de la Rave et disparaît de nouveau quand la plante commence à fleurir et quand les semences mûrissent. *Il se pourrait que des relations analogues soient la cause que les pigments foncés ne paraissent qu'à la fin de la vie chrysalidaire. Que là aussi une décomposition des substances albumineuses, peut-être même du pigment rouge, doit avoir lieu pour que les écailles se colorent en noir ou en brun.* Ceci prouve que les rapports entre le pigment rouge et les pigments noirâtres des Lépidoptères et des Insectes, en général, seraient évidents.

A en revenir aux métamorphoses de la chlorophylle, il est intéressant de voir ce que d'autres ont observé là-dessus. *Trécul* nous donne une description des transformations chromatiques de la chlorophylle qui nous rappelle vivement ce que nous avons observé pour les papillons. Il écrit : « Non seulement des vésicules aux grains verts peuvent passer au bleu, à l'orangé ou au rouge, mais encore des vésicules ou des cellules à contenu rose peuvent aussi passer au bleu. Ainsi aux approches de la maturité des fruits du *Solanum nigrum*, de nombreuses vésicules ou même de grandes cellules sont remplies d'un liquide rose; plus tard ce liquide rose disparaît et est remplacé par de très petites granules bleues. Il est fort remarquable que dans les cellules dont la couleur est passée du rose au bleu, il peut naître encore des vésicules roses et aussi des vertes relativement grandes qui sont alors mêlées aux granulations bleues. » Une autre observation très intéressante, faite par Zopf il y a quelques années seulement, nous fait voir que dans la *Woronina glomerata,* amibe parasite vivant dans les cellules d'une

algue du genre *Vaucheria,* la chlorophylle absorbée se transforme par digestion en une masse rouge brunâtre. Une transformation toute pareille de la chlorophylle verte en matière rouge dans le corps de *Protozoaires* a été notée par Entz et par Stein. Surtout chez l'*Hæmatococcus*, mais aussi chez d'autres Flagellates, la présence de colorants rouges caractérise les états de *repos* et la couleur verte reparaît lorsque les organismes redeviennent actifs. Il est intéressant de constater que chez les chrysalides aussi la transformation des colorants verts en pigments rouges a lieu à une époque où les activités reposent tout comme chez les Protozoaires. Il n'est pas dit que les substances rouges formées par les deux animaux d'organisation si différentes soient les mêmes, il est même probable que les pigments de Protozoaires appartiennent aux substances connues sous le nom de *Lipochrome*, puisqu'ils ont la même solubilité que ces derniers. Cependant, demanderons-nous, les différences de solubilité d'une substance, et d'une autre admettent-ils avec nécessité une différence essentielle de constitution. Peut-être s'il s'agit d'une substance pure, mais certainement pas si c'est une composition de deux matières comme, par exemple, l'*hémoglobine* et notre *pigment rouge* où un *colorant* est lié à une *substance albumineuse.* L'*hémoglobine* est soluble dans de l'eau, l'*hématine* dans de l'alcool acide. Nous avons observé une transformation pareille pour le *pigment des Vanesses*, là aussi le colorant peut être extrait par de l'alcool acide. Nous avons constaté enfin que la forme des cristaux, la couleur et le spectre de la matière colorante ressemblaient à certaines carotines, qui se distinguent cependant par leur solubilité. Il me semble quand même possible de trouver des rapports entre les deux colorants, surtout puisque M. Newbigin nous a montré que la *crustacéorubrine,* substance de nature lipochromatique, se dissolvait dans une solution albumineuse et pouvait être précipitée par tous les précipitants des albumines. En recherchant plus loin, on trouvera peut-être que le groupe chromatique dans la molécule colorée est iden-

tique, par exemple pour les carotines, et le pigment rouge du Papillon, et que les différences dans les réactions ne se rapportent qu'aux autres constituants de la molécule, qui une fois représentent un corps graisseux, une autre fois un corps albumineux. Ce serait alors les caractères du spectre, l'absorption de la lumière par la substance colorée, qui pourraient nous guider pour trouver les vraies relations entre les matières colorées. Dans le cas donné, nous aurions à établir des rapports très intéressants entre la *chlorophylle*, la *carotine*, le *pigment rouge des Vanesses* et l'*urobiline*, relations qui, cependant, ont déjà été supposées par Gautier. Ce savant écrit : « *Il résulte que la chlorophylle doit être, en réalité, rapprochée de la bilirubine au point de vue de ses aptitudes, réactions et compositions élémentaires*. Comme la bilirubine, elle se dissout dans l'éther, le chloroforme, le pétrole, le sulfure de carbone, la benzine, et se dépose de ses solutions tantôt amorphe, tantôt cristallisée. Comme elle est enlevée à la plupart de ses solutions par le noir animal et joue le rôle d'un acide faible donnant des sels insolubles avec toutes les autres bases. Comme les solutions alcalines de chlorophylle, les solutions alcalines de la bilirubine s'altèrent et s'oxydent très facilement sous l'influence de l'incitation lumineuse. Les deux substances donnent de nombreux dérivés colorants, jaunes, verts, rouges et bruns. Il les a constatés pour la chlorophylle que l'on peut faire successivement passer, comme la bilirubine, du vert au jaune, au rouge, au brun, par soustraction ou addition d'oxygène. Enfin les deux colorants jouissent de la propriété de s'unir directement à l'hydrogène naissant. De nos jours les idées prononcées par le célèbre naturaliste français ne nous semblent plus étranges, les recherches chimiques de Nencki, de Machiliewsky, de Kuster et de Zaleski ayant prouvé que des rapports existaient entre les colorants végétaux, la *chlorophylle* et les colorants du sang des Vertébrés et de beaucoup d'Invertébrés, l'*hémoglobine*, rapports qui basaient sur l'analogie de constitution des dérivés des deux substances. L'origine du pigment des

Vanesses qui nous conduit vers la *chlorophylle*, ses réactions qui prouvent ses relations avec la *bilirubine* et l'*urobiline*, affirme ce que Gautier a supposé depuis longtemps et ce qui a été trouvé par les recherches chimiques des savants nommés.

C'est sans doute pour la première fois que des colorants parents ou identiques à l'*urobiline* et la *bilirubine* ayant été trouvés en combinaison avec un corps *albumineux* et que la composition étrange joue le *rôle d'un pigment respiratoire* probable, et par ses propriétés et par sa distribution dans l'organisme de l'Insecte.

Comme Meriekowsky l'a observé pour la *tétronérythrine*, le pigment rouge des *Vanesses* se trouve partout là où le réseau des trachées dénote une respiration animée, dans l'épiderme, dans les cellules terminales des trachées, dans leur intima, dans le vaisseau dorsal, dans les cellules sanguines, aux points d'insertion des muscles et enfin dans les cellules génitales.

Il paraît que les *colorants des écailles du Papillon* ont perdu la faculté de pourvoir à la respiration et qu'ils y jouent, dépouillées de leur albumen et de leur sucre, le rôle d'un *produit excrétoire*. Peut-être que le pigment des écailles ainsi transformé sert encore à retenir l'oxygène, car nous avons vu que les solutions du pigment des écailles étaient difficiles à réduire et se réoxydaient facilement.

Le pigment rouge des *Vanesses* est cependant non seulement à regarder comme un véhicule d'oxygène, il est, par sa nature albumineuse et son sucre, comme prédestiné pour *nourriture de réserve* pour alimenter le Papillon naissant pendant sa vie chrysalidaire.

Il nous reste à suivre par quels procédés physiologiques, la transformation du pigment vert dans les colorants rouges s'opère pendant la vie chrysalidaire de l'Insecte, une tâche qui n'est point facile, puisque les phénomènes qui accompagnent le développement de la Chrysalide sont encore peu connus. Urech a fait des recherches dans cette direction et a

constaté que *les chrysalides diminuaient de poids pendant toute leur métamorphose et surtout vers la fin de leur vie chrysalidaire.* Ce décroissement de substance est causé par une sécrétion ou plutôt une perte d'*eau* et d'*acide carbonique.*

Nous savons, par les recherches de Peyrons, que l'atmosphère à l'intérieur d'un Insecte *contenait le plus d'oxygène quand les activités vitales étaient réduites à leur minimum.* La quantité d'acide carbonique émise étant proportionnelle à l'activité vitale de l'organisme, nous est une mesure pour arriver à connaître le contenu relatif du corps en oxygène. Il faudrait donc croire que les tissus de la Chrysalide renfermeraient à la fin de la métamorphose moins d'oxygène qu'au commencement, ce qui est aussi le cas d'après les recherches de Réaumur.

Réaumur avait trouvé que les Chrysalides, avec une vie chrysalidaire courte, ne prenaient de l'air que par les stigmates du thorax au moment où leur fourreau est devenu sec, ce qui contribuerait à diminuer la contenance en oxygène des tissus.

Les cellules épidermiques de la Chrysalide sont d'abord vert jaunâtre, tant que le fourreau de la Chrysalide n'est pas encore devenu sec. Mais déjà au bout de deux jours, s'il s'agit de la génération de l'été, on voit apparaître sur les convexités de la face dorsale de l'abdomen, des reflets rosâtres. La Chrysalide devient de plus en plus rose et si nous examinons alors son épithélium, nous apercevons que surtout les cellules dans l'abdomen contiennent des petits grains rose-carmin qui, d'après nos expériences, sont à regarder comme des produits de réduction des colorants vert jaunâtre. Dans l'épithélium du thorax, cette métamorphose a lieu bien plus tard, probablement parce que ce sont ces parties du corps qui restent le plus longtemps en communication directe avec l'air atmosphérique. Dans mon dernier travail, je croyais devoir recourir, pour expliquer cette coloration successive, à un transport de la matière colorante qui se faisait par les cellules amœboïdes et par le sang depuis

l'intestin jusque dans l'épiderme. Mais depuis que j'ai vu que les colorants rouges se formaient dans les cellules épithéliales elles-mêmes, un tel transport ne me semble plus indispensable pour comprendre les phénomènes de la coloration.

Nous avons vu que tous les procédés de réduction menaient à transformer la matière verdâtre ou jaunâtre dans un pigment *rouge-carmin*. *Des phénomènes de réduction* me paraissent aussi être la cause que la Chrysalide change de couleur et devienne *rose* au bout de quelques jours après que son fourreau est devenu imperméable à l'air. Il est naturel que les pigments, dans les parties du corps le mieux pourvues d'oxygène, *dans le thorax*, subissent cette métamorphose réductive moins vite que ceux dans l'abdomen où une communication avec l'air par les stigmates ne peut avoir lieu après que ces dernières se sont formées. Nous voyons cependant les pigments *passer au rouge jaunâtre aussitôt qu'ils apparaissent comme colorants dans les écailles*. Cette coloration nouvelle répond aux changements que les solutions du pigment subissent lorsqu'elles sont mises en contact avec l'air. *Ce sont des phénomènes d'oxydation accompagnés probablement d'une décomposition du corps albumineux*. Pour que dans la Chrysalide une addition d'oxygène puisse avoir lieu, il faut que la respiration redevienne plus vive. Ceci me paraît être le cas puisque le fourreau s'amollit, laissant un espace rempli de sang entre la membrane chitineuse du fourreau et l'épiderme du Papillon. C'est alors que les fines ramifications trachéales percent l'épiderme, flottant dans cet espace qui n'est séparé de l'air atmosphérique que par une couche de chitine amincie et perméable. Bientôt après que les écailles rouges ont pris leur couleur, paraissent les premières colorations noirâtres. Nous avons déjà mentionné qu'elles aussi sont dues à des processus d'oxydations efficaces. Nous avons vu qu'il est probable que la matière du pigment rouge sert, en se décomposant, à la formation du pigment mélanotique, phénomène qui ferait comprendre pourquoi les parties noires du dessin des ailes sont très souvent remplacées par

du rouge et *vice versa.* Enfin nous avons observé que, à côté des granulations rougeâtres, il se trouvait dans le lumen des ailes des colorants brun noir, que le noir et le rouge semblaient passer l'un dans l'autre, et cette observation m'a donné l'idée que les colorants noirâtres dérivaient du pigment rouge. Cependant, sans admettre une décomposition pareille à celle que Gonnermann a rencontrée chez les plantes, les relations des deux colorants ne seraient pas à comprendre puisque les produits d'oxydation simple des pigments rouges deviennent vert jaunâtre au lieu de brun foncé. Que vraiment le pigment rouge est altéré dans sa composition chimique, ce n'est point une supposition, c'est un fait qui se dénote par les réactions.

En résumé, nous dirons : *La succession des couleurs rouges de différentes nuances dans l'épiderme des Vanesses est le résultat de phénomènes de réduction et d'oxydation d'une matière colorante albuminoïde qui donne les réactions de la bilirubine et de l'urobiline. Cette matière colorante dérive de la chlorophylle. Il est probable que les couleurs noirâtres des écailles dérivent aussi de la substance rouge, par un procédé de décomposition et d'oxydation.*

Résumé et conclusions.

La *première* partie de ce mémoire nous a montré que les pigments rougeâtres colorants des écailles du Papillon des *Vanesses* sont répandus partout dans le corps de la *chenille,* de la *chrysalide* et du *papillon.* Les teintes variées du pigment répondent aux *degrés d'oxydation* de ce dernier. Par les procédés de *réduction* et par la soustraction d'oxygène qui s'ensuit, les granulations du pigment passent au rouge-carmin, la solution du pigment devient jaune-orange brillant; elle acquiert une teinte rose par *addition d'oxygène,* l'oxydation continuée il résulte une solution vert jaunâtre et puis la dépigmentation entière. Les *pigments de l'épiderme* sont primitivement *vert jaunâtre,* les granulations ainsi colorées

remplissent les parties externes des cellules épithéliales, leurs parties internes contiennent généralement des granulations jaunes ou jaunes brunâtres, celles-ci se transforment très facilement en pigment carmin. La *Chenille sortant de l'œuf* est d'abord *vert jaunâtre*, les teintes rouges paraissent lorsqu'elles commencent à prendre de la nourriture. Nous observons une transformation pareille pour les colorants de la *chrysalide*, mais aussi dans l'*œuf*, qui se développe, les couleurs se succèdent ainsi. L'*œuf* déposé est ou bien vert, ou bien jaunâtre. Après quelques jours les cellules du blastoderme deviennent rouges, puis l'œuf se décolore et devient gris avant que la petite chenille ait fait son éclosion. Le développement de la pigmentation de la *chrysalide* est presque le même. La *chrysalide* d'abord verte devient rouge à mesure que son développement avance et que le contenu d'oxygène des tissus diminue. Dans les écailles le pigment carmin se transforme par addition d'oxygène en matière rouge jaunâtre.

Sur les parties des ailes où les couleurs noirâtres apparaissent, une décomposition du pigment rouge paraît avoir lieu, décomposition qui conduit probablement à la formation d'une substance aromatique semblable à la *tyrosine* qui se transforme, comme c'est le cas dans le sang de beaucoup d'Insectes, sous l'*action d'un enzyme* en colorants noirâtres.

La matière rouge peut être transformée par l'action de la *lumière* et du *chaud* dans des substances de coloration différente. L'incitation solaire, c'est-à-dire l'influence des *rayons chimiques* produit des changements analogues à ceux des *oxydants. Les solutions du pigment se transforment dans des liquides verdâtres.*

La *chaleur* rend foncée d'abord la couleur des solutions, plus tard elle la fait pâlir et passer au verdâtre comme les solutions oxydées. Le pigment rouge des Vanesses est *cristallisable*. Les cristaux appartiennent au système *monocline* et paraissent sous forme de disques et d'aiguilles clinorhombiques, arrangées très souvent en trousses. Leur coloris varie

entre orange, rouge-rubis et rouge-carmin; nous observons cependant aussi des cristaux verdâtres et presque incolores. Les cristaux du pigment reflètent la lumière *doublement* et sont *dichroïques*. Elles nous rappellent et par leurs formes et par leurs couleurs les cristaux de la *bilirubine* ou l'*hématoïdine*, substance probablement identique à la *bilirubine* dérivant de l'*hémoglobine* du sang extravasé. A côté des produits cristallisés on note assez souvent des masses amorphes sous forme de plaques dendritiques, comme elles se trouvent aussi dans les sédiments des pigments bilaires.

Les cristaux du pigment rouge des Vanesses ainsi que ses solutions *absorbent la lumière d'une manière très caractéristique*. Cette absorption est la même que celle de l'*urobiline* respectivement que celle de l'*hydrobilirubine*. Le spectre des solutions du *pigment oxygéné* se compose, vu par le spectroscope, d'une bande assez large entre *b* et *f* avec un maximum d'absorption près de 500 μ et d'une absorption complète de l'ultra-violet et d'une partie du violet. Dans les solutions *couleur de rubis* le rouge externe est absorbé un petit peu. Les cristaux de couleur carmin montrent aussi une bande d'absorption dans l'orange près de D, ils ont le même spectre que l'*hydrobilirubine*. En photographiant les spectres d'absorption, on aperçoit que trois bandes moins prononcées se trouvent encore dans la région du bleu-violet, l'une d'elles est située dans l'*indigo*, les deux autres dans le *violet*. Ces dernières ressortent le mieux dans des solutions du pigment dans l'*acide sulfurique*. Traitées avec de l'*alcali*, l'absorption des solutions du pigment rouge devient très prononcée, du moins pour la bande caractéristique de l'*urobiline*, changement qui se produit aussi sous les mêmes circonstances dans les solutions de cette dernière substance. *Si nous ajoutons un réactif réduisant aux solutions de notre pigment*, *les caractères du spectre deviennent tout autres*. L'absorption terminale est environ deux fois plus longue que dans les solutions normales, la bande si caractéristique entre *b* et F s'efface presque complètement. *Un changement pareil produit par la sous-*

traction d'oxygène caractérise tous les pigments respiratoires.

Le pigment rouge des *Vanesses* a les caractères des *matières albuminoïdes*; elle donne la réaction de *Millon*, la réaction de la *xanthoprotéine* et celle d'*Adamkievicz*. Le pigment est précipité de ses solutions par les *mêmes précipitants* que les *corps albuminoïdes*.

En ajoutant de l'*alcool acide* aux solutions du pigment rouge, celui-ci est décomposé dans un *corps albumineux* et un *colorant* soluble dans l'alcool, il éprouve donc le même changement que l'*hémoglobine*. Comme l'*hémoglobine* aussi le pigment *rouge des Vanesses* a la faculté de s'unir à l'*oxygène* et de former avec ce gaz des *combinaisons très peu stables*. Le pigment doit donc être compté sous le nombre des *pigments respiratoires*. Les *colorants des écailles du Papillon* cependant paraissent être dépourvus de la faculté d'entretenir la respiration, le résultat de leur oxydation est moins altérable et comparable au *méthémoglobine*. Cette transformation est due, ou bien accompagnée par une *décomposition du corps albumineux* de la substance qui se manifeste par les réactions et qui peut être la cause de la formation des couleurs noirâtres à la fin de la vie chrysalidaire.

Les réactions nous montrent que le corps albumineux du pigment rouge des Vanesses appartient au groupe des *albumoses*, touchant cependant sous plusieurs rapports aux *histones*, au groupe auquel appartient aussi le corps albumineux de l'*hémoglobine*. Le composé colorant de la matière pigmentée joue le rôle d'un *acide faible*. Il est, en partie du moins, soluble dans du *chloroforme*, et montre la réaction caractéristique de Gmelin, particulière aux *colorants de la bile*.

Il doit être dit enfin que le pigment rouge contient du *sucre*.

L'affinité du pigment rouge des Vanesses pour l'oxygène, sa faculté de former avec lui des combinaisons facilement altérables, son mode de distribution dans le corps de l'insecte lui attribue le rôle physiologique des *pigments respiratoires*. D'autre part, son contenu en albumine et en sucre

servira de *nourriture* à l'Insecte pendant sa vie chrysalidaire.

Le pigment rouge des Vanesses provient, comme nous venons de voir, des colorants végétaux, de la *chlorophylle*, que la Chenille reçoit avec sa nourriture et qui est résorbée par l'épithélium intestinal. La transformation du colorant vert dans la matière rouge peut être observée dans les cellules épithéliales de l'intestin et de l'épiderme chez l'animal, et dans les cellules des plantes formant le contenu du traité intestinal de la Chenille. Cette métamorphose débute par une *transformation de la chlorophylle en chlorophyllane*. La *chlorophyllane* se décompose alors en colorants jaunes et rouges. Nous voyons donc que les colorants végétaux jouent un rôle fort important dans la pigmentation des insectes, il est de plus intéressant puisque c'est le pigment respiratoire de la plante qui devient pigment respiratoire de l'animal.

Depuis longtemps des relations pareilles entre la *chlorophylle* et l'*hémoglobine* ont été sujet de discussion et de recherches. Par les analyses chimiques on a aussi trouvé qu'il y a des rapports très proches entre les deux substances. La découverte d'un pigment dérivant de la *chlorophylle* avec les réactions de la *bilirubine* et de l'*urobiline* peut être regardée comme une relation nouvelle entre ces deux matières qui ont une fonction de si haute importance dans le grand domaine des êtres vivants. Cet intermédiaire liant les colorants des plantes à ceux des animaux, faudrait-il lui donner un nom nouveau ou pourra-t-elle être identifiée avec l'un ou l'autre du grand nombre des pigments nommés, mais peu connus? Autant que je sache une combinaison pareille d'un pigment avec les réactions des pigments bilaires et d'un corps albumineux n'a pas encore été décrite, mais avant d'enrichir la terminologie déjà si riche, il vaudra mieux attendre les résultats de l'analyse quantitative qui nous aideront à classifier le pigment en question.

Aujourd'hui il suffira de dire *que le pigment des Vanesses se rapproche par son origine de la chlorophylle, par ses réac-*

tions de la bilirubine et de l'urobiline, par sa fonction et sa constitution de l'hémoglobine.

Le fait que le pigment rouge donne la réaction de la *lipocyanine*, particulière à la *carotine* à côté de la réaction de *Gmelin* caractéristique pour la *bilirubine* me poussa à rechercher si la *carotine* ne donnait pas aussi la réaction de *Gmelin*. Les résultats obtenus avec une solution du pigment de *Daucus carota* et du pigment rouge orangé appartenant aux *lipochromes* du *poisson rouge* furent à ma grande surprise positifs. Et *vice versa*, la *biliverdine* donnait aussi la réaction de *lipocyanine*. Ces résultats me semblent très curieux et me forcent à croire que les relations entre le groupe chromatique des deux substances, la *carotine* et la *bilirubine*, sont bien plus proches qu'elles n'ont été supposées jusqu'ici.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Adamkiewicz (A.), Farbenreactionen des Albumin. *Arch. f. die Ges. Physiol.*, Bd IX, 1874, p. 156.

Bemmelen (Van), Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. *Tijdschr. der Nederl. Dierk. Vereniging.*, 2e série, Deel II, Aplevering 4.

Biedermann (W.), Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor.

Bronn (H. G.), Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd I, Protozoa, Abt. III.

Chautard, Recherches sur le spectre de la Chlorophylle. *Ann. de chim. et phys.* (5), 3, 1874, p. 53. *C. R.*, 1873, 13 janv.

Choldokowsky (N.), Sur quelques variations artificielles du Papillon de l'ortie (Vanessa urticæ). *Ann. Soc. Entomol. France*, vol. LXX, 1901, p. 174-177.

Coste (F. H. P.). Contributions to the chemistry of Insect colours. *Entomol.*, vol. XXIV, July. Aug. Sept. Abstr. *Journ. R. Microsc. Soc. of London*, 1891, p. 458-461.

— On Insect colours. *Nature*, 45, 1892.

Eimer (G. H. Th.), Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. I et II. Iena, 1889-1895.

Frenzel (J.), Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration. *Arch. f. Mik. Anat.*, Bd XXVI, 1886, p. 229.

Friedmann (F.), Uber die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln. *Arch. f. Mik. Anat. und Entwickl.*, Bd LIV, Heft 1, 1899.

Furth (O. v.) und Schneider (H.), Ueber tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. *Beiträge f. Chem. Phys. in Pathol.*, *Zeitschr. f. Ges. Bioch.*, Bd I, Heft 5 u. 6, 1901.

— Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Iena, Gustav Fischer, 1903.

Gautier (Arm.), Sur la Chlorophylle. *C. R.*, t. LXXXIX, 1879.

Griffiths (A. B.), Recherches sur les couleurs de quelques insectes, *C. R.*, p. 115, 1892.

Halliburton (W. D.), Lehrbuch der chemischen Physiologie und Pathologie. *Uber. von K. Kaiser Heidelberg*, Carl Winter, 1893.

Hopkins, F. Gowland, Note on a yellow pigment in butterflies. *Chem. News*, LX, p. 57; *Proc. Chem. Soc.*, V, 1889, p. 117; *Proc. roy. Soc.*, p. 5.

— Pigment in yellow butterflies. *Nature*, vol. XL, p. 335, 1887.

— Pigments of lepidoptera. *Nature*, vol. XLV, p. 581, 1892.

Klug, Ferd, Ueber Proteinochrom. *Pflügers Arch. f. die Gesam. Physiol.*, Bd LXXXVI, p. 194, 1899.

Kolbe (H. I.), Einführung in die Kenntniss der Insecten. Berlin, 1893. *Ferd. Dümmler*, p. 541.

Kunckel d'Herculais (M.), Le Criquet pèlerin (*Schistocera peregrina* Oliv.) et ses changements de coloration. Rôle des pigments dans les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse qui accompagnent la métamorphose. *C. R.*, t. LXIV, 1892, p. 240.

Ray-Lankester (E.), On the green pigment in the intestinal wall of the Annelid Chætopterus Quart. *Journ. micr. Sc.*, XL, 1898, p. 452-453.

Leydig (F.). Pigmente der Hautdecke und der Iris. *Verhandl. der Phys. med. Gesell. z. Würzburg N. F.*, Bd XXII, 1888.

Linden (Comtesse M. von), Le dessin des ailes des Lépidoptères. Recherches sur son évolution dans l'ontogenèse et la phylogenèse des espèces, son origine et sa valeur systématique. *Ann. des Sc. nat. Zool.*, 8e série, t. XIV, 1902.

Mayer, Golsborough (Alfred), I. The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths. II. On the color and color-patterns of moths and butterflies, Cambridge Mass. U. S. A. June, 1896; February, 1897.

Merejkowski (M. C. de), Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. *C. R.*, t. XCIII, p. 1029, 1881.

Newbegin (M.), The pigment of decapod Crustacea. *Journ. of Physiol.*, XXI, 1897.

Pavy (F. W.), Die Physiologie der Kohlenhydrate. Ihre Verwendung als Nahrungsmittel und ihr Verhältnis zum Diabetes. Autorisierte deutsche Ausgabe von Dr C. Grube. Leipzig und Wien, Franz Deuticke, 1895.

Poulton (E. B.), The experimental proof, that colours of certain lepidopterous larvæ are largely due to modefied plants pigments derived from food. *Proc. roy. Soc.*, LIV, 1893.

Réaumur (M. de), Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, 8e mémoire, p. 76. Amsterdam, 1737.

Salkowski, Practicum der physiologischen und pathologischen Chemie, II Auflage. Citiert nach Fr. N. Schulz. Die physiologische Farbstoffbildung beim höheren Tier. *Ergeb. der Physiol.* Jahrgang, 1902.

Schäffer (Cæsar), Beiträge zur Histologie der Insecten. *Zool. Jahrb.*, Bd III, Heft 4. *Abteilung f. Anatomie.*

Spitzer, Weitere Beobachtungen über die oxydativen Leistungen tierischer Gewebe. *Arch. f. die Ges. Physiol.*, Bd LXXI, p. 596, 1898.

Trécul (A.), *Comptes rendus*, t. LXXXIX, p. 883.

Urech (F.), Ueber einen grünen Farbstoff in den Flügelchen der Chrysalide von Pieris brassicæ. Ueber die Eigenschaften der Schuppenpigmente einiger Lepidopterenspecies. *Zoolog. Anzeiger*, 15. Jahrgang, p. 281-283, u. p. 299-306, 1892.

— Beiträge zur Kenntniss der Farbe von Insectenschuppen. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.*, Bd LVII, p. 306-384, 1894.

— Beobachtungen über die verschidenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von Vanessa urticæ und Vanessa io. *Zool. Anzeiger*, n° 380, 1891.

— Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen

und Schmetterlingen und an ihren Secreten. *Zool. Anzeiger*, Bd XIII, p. 255, 272, 309, 334, 1890.

— Beobachtungen von Compensations vorgängen in der Farbenzeichnung bezw. unter den Schuppenfarben an durch thermische Einwirkungen entstandenen Aberrationen und Subspecies einiger Vanessenarten. *Zool. Anzeiger*, nos 500, 501, 502, 1896.

Wiener (O.), Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. *Ann. d. Physik und Chemie*, Neue Folge, Bd LV, p. 225, 1895.

Zopf (W.), Ueber niedere tierische und pflanzliche Organismen, welche als Krankheitserreger in Algen, Pilzen, niederen Tieren und höheren Pflanzen auftreten. *Beiträge z. Physiol. und Morphol. niederer Organismen.* Heft IV, 1894.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XI

Fig. 4. — Intestin d'une Chenille de *Vanessa io* en état de se transformer en chrysalide. Plasma des cellules épithéliales vert à la périphérie, rouge au centre. — 2, vue d'en haut.

Fig. 3. — Leucocytes chargés de cellules épithéliales dégénérées de l'intestin de *Vanessa io.*

Fig. 1. — Cellules graisseuses dans le sang de la chrysalide de Thais polyxena, chargées de pigment.

Fig. 5. — Pigments cristallisés de l'intestin de la chrysalide de Vanessa io.

Fig. 6, 7, 9. — Transformation de la chlorophylle en pigment rouge, au dedans des cellules végétales. On voit les mêmes formes de cristaux particulières au pigment rouge de l'intestin de la chrysalide des Vanesses. A côté des produits filiformes, fig. 12.

Fig. 2. — Corps de chlorophylle grossi fortement avec du pigment carmin amorphe et des cristaux jaune verdâtre.

Fig. 9. — Les cristaux rouges de la chlorophylle sous un grossissement plus fort. On voit très bien les gouttes verdâtres de la chlorophyllane étant substance mère des cristaux.

Fig. 8. — Cristaux d'osazone obtenu par la réaction du phénylhydrazine sur le pigment rouge.

PLANCHE XII

Fig. 1-1 *a*. — Spectre d'absorption d'une solution aqueuse fraîche du pigment rouge des excréments de *Vanessa urticæ*. Diamètre de la cuvette : fig. 1 = 1 centim.; fig. 1 *a* = 4 centim.

Fig. 2. — Spectre de la même solution chauffée à 50° C.

Fig. 3-3 *a*. — Spectre d'une solution moins concentrée que les précédentes. — Fig. 3 = 1 centim.; fig. 3 *a* = 4 centim.

Fig. 4. — Spectre d'une solution du pigment purifié. D. = 4 centim.

Fig. 5-5 *a*. — Spectre de la solution du pigment réduite par $(NH^4)^2S$. — D. = 1-4 centim.

Fig. 6. — Spectre d'une solution du pigment oxydée par H^2O^2. — D. = 4 centim.

Fig. 7-7 *a*. — Spectre d'une solution du pigment rendue alcalique par de l'ammoniaque. — D. 1-4 centim.

Fig. 8. — Spectre d'une solution du pigment rendue acide par de l'acide acétique.

Fig. 9-9 *a*. — Spectre d'une solution rendue acide par de l'acide hydrochlorique. — 1-4 centim.
Fig. 10-10 *a*. — Spectre d'une solution rendue acide par de l'acide sulfurique. — 1-4 centim.

PLANCHE XIII

Fig. 11-11 *a*. — Spectre d'absorption d'une solution du pigment purifié des écailles de *Vanessa urticæ*. — 1-4 centim.
Fig. 12-12 *a*. — Le même pigment, solution fraîche concentrée. — 1-4 centim.
Fig. 13. — Spectre d'une solution du pigment purifié de l'intestin du même Papillon. Solution concentrée. — 1 centim. de diam.
Fig. 14. — Spectre d'une solution du pigment des écailles de *Vanessa io*. — D. = 4 centim. Rendue acide par de l'acide acétique.
Fig. 15-15 *a*. — Spectre d'absorption d'une solution du pigment rouge des excréments de *Vanessa io*. — D. = 1-4 centim.
Fig. 16-16 *a*. — Spectre d'absorption d'une solution du pigment rouge de la Cochenille. — D. = 1-4 centim.
Fig. 17. — Spectre d'absorption d'une solution peu concentrée de chlorophylle. — D. = 1 centim. La bande caractéristique pour le pigment rouge des Vanesses est visible.
Fig. 18. — Spectre d'absorption d'une solution de chlorophylle plus concentrée que dans la figure 17.

APPENDICE

En continuant les recherches sur les matières colorantes des Vanesses à l'aide de matériaux ramassés pendant les mois d'été 1903, je pus compléter nos connaissances sur les procédés chimiques qui conduisent à la formation des matières rouges dans l'intestin de la chenille adulte de la *Vanessa urticæ* et de la *Vanessa io*. Ces résultats étant fort intéressants sous plusieurs rapports, je crois devoir les ajouter à ce mémoire.

En digérant des feuilles d'ortie avec de la *pepsine* contenant une solution d'acide hydrochlorique de 0,1 à 0,2 p. 100, à une température constante de 30-35° C., nous nous apercevons déjà au bout d'environ six heures que les feuilles vertes perdent leur coloris ordinaire et deviennent vert sale. Sous le microscope nous voyons alors que les grains de chlorophylle ont subi une transformation très caractéristique, la même que nous avons vue se produire dans les cellules végétales contenues dans les intestins des Chenilles de *Vanessa io* enfermées dans de la gélatine glycérinée.

La substance verte dans les cellules végétales est en grande partie métamorphosée en *colorant rouge jaunâtre* ou *rouge brunâtre*, crystallisée parfois en aiguilles clinorhombiques et formant très souvent des trousses plus ou moins grandes comme elles sont aussi caractéristiques pour le pigment rouge des Vanesses.

Au commencement du procédé de digestion on trouve souvent, en examinant un petit morceau de feuille, tous les stades de transformation depuis le grain de chlorophylle intact jusqu'à l'apparition des trousses rouges cristallisées. Ce sont toujours les cellules à membranes détruites ou les transformations de la chlorophylle qui se produisent les

premières. Les cellules à membranes intactes résistent le plus longtemps à l'action enzymatique de la pepsine. Les pigments rouges provenant de la chlorophylle sont caractérisés par un *dichroïsme* très prononcé, comme nous le constatons aussi pour les matières colorantes rouges dans l'intestin et dans l'épiderme des Vanesses. Si nous ajustons le microscope de manière à ne voir que la surface des cristaux, ceux-ci nous paraissent jaune verdâtre, mais en baissant l'objectif nous apercevons des rayons rouge bleuâtre provenant des couches plus profondes du cristal.

En prolongeant le procédé de digestion, le pigment rouge tombe en petits grains et se dissout en grande partie, formant avec la pepsine un liquide *brunâtre* à odeur *aromatique*. Nous trouvons alors dans les cellules végétales, à la place des pigmentations rouges, des petits *grains noirâtres* ayant le même dichroïsme qui caractérisait la matière rouge.

Si nous nous servons, au lieu de pepsine, d'une solution aqueuse d'*acide hydrochlorique* de 0,1 p. 100, nous nous apercevons qu'une transformation toute pareille se produit dans les colorants de la plante en digérant les feuilles d'orties avec ce liquide. La chlorophylle est changée en *matière rouge* de même propriété optique que le colorant obtenu par la digestion avec de la pepsine. Cependant le pigment résultant dans les conditions nouvelles n'est point dissout dans le liquide acide ni transformé en matière noirâtre.

Nous avons donc à conclure que : 1° *La métamorphose des substances vertes en pigment rouge dans les feuilles de l'ortie est l'effet d'un procédé d'hydrolyse qui peut se faire sous l'action enzymatique de la pepsine aussi bien que sous celle de l'acide hydrochlorique ayant la propriété comme tous les acides minéraux de dissocier les corps en leur ajoutant de l'eau.* 2° *Il nous faudra admettre que le pigment rouge provenant de la chlorophylle a le caractère de substance albumineuse digestible par la pepsine.*

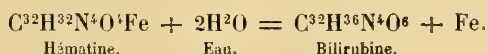
Cette métamorphose produite expérimentalement dans la chlorophylle par le procédé de digestion nous explique pour-

quoi et comment le liquide vert dans l'intestin et dans l'épithélium de la Chenille des Vanesses peut se transformer en substance rouge, substance ayant les mêmes propriétés que le colorant que nous avons vu naître de la chlorophylle dans les cellules végétales.

La formation du pigment rouge dans l'intestin des Vanesses résulte d'un procédé de digestion peptique de la chlorophylle contenue dans la nourriture de l'insecte. Pour que la digestion se fasse il faut que la réaction de l'intestin soit *acide*, c'est le cas lorsque la Chenille se prépare à devenir Chrysalide, et c'est alors aussi qu'apparaît le pigment rouge. *C'est donc par un procédé de digestion, c'est par l'hydrolyse de la chlorophylle que résulte une substance colorée avec les propriétés de la bilirubine, donnant avec de l'acide nitrique la réaction de Gmelin.*

En ajoutant de l'acide sulfurique, les cristaux rouges redeviennent verts par le procédé de déshydratation qui s'opère sous l'influence de l'acide.

Il est de plus intéressant de voir la chlorophylle donner naissance à un corps semblable à la bilirubine par addition de H^2O, puisque c'est aussi l'*hématine* qui se transforme en *bilirubine* sous des conditions tout analogues. Nencki et Sieber ont trouvé que cette transformation s'opérait d'après la formule suivante :



$$C^{32}H^{32}N^4O^4Fe + 2H^2O = C^{32}H^{36}N^4O^6 + Fe.$$

Hématine. Eau. Bilirubine.

Quoique nous ne connaissions pas encore la formule de la chlorophylle et quoique sa constitution chimique soit toujours problématique, l'analogie décrite ne peut pas nous surprendre depuis que nous avons appris des recherches de Nencki, Marchiliewski et d'autres que la *chlorophylle* et l'*hémoglobine* donnent par des *procédés de réduction* des corps identiques dans leurs réactions.

Ces relations trouvées par *Nencki* entre les deux colorants,

la *chlorophylle* et *l'hémoglobine*, sont représentées dans le tableau suivant :

Hémoglobine.	Chlorophylle.
Hémine.	Phyllocyanine.
Hématine ($C^{32}H^{32}N^{4}O^{4}Fe$).	Phyllotaonine ($C^{40}H^{39}N_{6}O^{5}$).
Hématoporphyrine ($C^{16}H^{18}O^{3}N^{2}$).	Phylloporphyrine ($C^{16}H^{18}O_{2}N^{2}$).
Mésoporphyrine ($C^{16}H^{18}N^{2}O^{2}$).	

Hémopyrol ($C^{8}H^{13}N$) se transforme sous l'influence de l'air dans l'urobiline ($C^{32}H^{10}N^{4}O^{7}$).

Nous voyons que l'*hématoporphyrine* et la *phylloporphyrine* ne diffèrent que par leur degré d'oxydation, qu'elles peuvent être considérées comme des produits d'une même substance mère qui dans la *plante verte* se transforme en *chlorophylle*, dans l'*animal* en *hémoglobine*.

II

Une autre série d'expériences a été faite avec le pigment rouge de *Vanessa urticæ* tiré de l'intestin de la Chrysalide et de l'épiderme et des excréments du Papillon. Il résulte que *le pigment rouge en substance est toujours dissous par l'action de la pepsine*. La digestion du pigment de l'intestin et des excréments commence à se faire déjà au bout de quelques heures, même si nous nous servons de produits pigmentés devenus insolubles dans l'eau au contact de l'air après avoir été précipités de leurs solutions aqueuses par de l'alcool (Voy. le chapitre : *Les précipitants du pigment rouge des Vanesses*).

Si nous digérons un morceau d'une aile de *Vanessa urticæ* avec de la pepsine, ce ne sont que les substances contenues dans les écailles *rouges* qui sont mises en solution. Les écailles *noires* restent inaltérées par l'enzyme, leur pigment est devenu indigestible, et je me demande si les colorants noirs des écailles sont identiques aux granulations de même coloris résultant en dernier lieu de la digestion peptique de la chlorophylle. Dans la feuille aussi les granulations noires,

modifications évidentes du pigment rouge, ne disparaissent pas, même si nous prolongeons le procédé de digestion.

En examinant les produits de digestion du pigment rouge des Vanesses, nous constatons la présence de la *peptone* en ajoutant du sulfate de cuivre et de la potasse à la solution aqueuse du pigment digéré. La solution d'abord jaunâtre prend une couleur *rose* très prononcée, réaction caractéristique pour toute solution contenant la peptone.

Le corps albumineux constituant le pigment rouge des Vanesses doit donc appartenir au groupe des *albumoses*, ce qui nous paraît vraisemblable aussi d'après ces autres réactions.

L'importance des résultats de ces nouvelles expériences ne se borne cependant point à éclairer le mode de formation du pigment rouge de Vanesses. Le fait que la chlorophylle est transformée par l'action de la pepsine, par l'action des mêmes enzymes qui se trouvent dans l'estomac des Vertébrés en une modification rouge avec les propriétés de la bilirubine et de corps albumineux, en un mot avec les qualités d'un pigment respiratoire du groupe de l'hématine, me semble être encore un résultat de plus grande portée.

Il faudra admettre que chez les animaux vertébrés aussi bien que chez l'homme la transformation de la chlorophylle doit avoir lieu, et il faudra que nous nous demandions si ce n'est pas de là que la substance colorante du sang, l'hématine, tire son origine. Les recherches poussées plus loin montreront la valeur de cette hypothèse en prouvant la possibilité ou l'impossibilité d'une transformation de la substance rouge en question dans le pigment respiratoire des Vertébrés.

En attendant, il serait inutile de se perdre dans des spéculations quoique bien attrayantes et de considérer l'importance qu'une telle découverte pourrait avoir pour la médecine, c'est-à-dire pour le traitement de l'anémie et de la chlorose.

III

Un résultat très intéressant a été obtenu en exposant des Chrysalides de *Vanessa urticæ* à une atmosphère d'*acide carbonique* pendant vingt-quatre heures. D'abord il était curieux de constater qu'une partie des Chrysalides restait en vie malgré que l'oxygène atmosphérique leur manquât. Aussitôt les Chrysalides sorties du verre dans lequel je les avais tenues enfermées elles donnèrent des signes de vie en remuant leur abdomen. De toutes les Chrysalides cependant il n'y en eut qu'une seule qui fit son éclosion en donnant un Papillon de l'aberration *ichnusoïdes* typique, qui jusqu'ici avait résulté de différentes expériences où les Chrysalides avaient été exposées soit à une *grande chaleur*, soit à des températures très *basses*. Le Papillon, transformé par l'action de l'acide carbonique, se développe au bout du temps normal pour les Chrysalides d'été de *Vanessa urticæ*. Un retard n'eut pas lieu comme cela est connu pour les Chrysalides exposées au froid ou à la chaleur.

L'expérience nous montre que sous l'influence d'une atmosphère d'acide carbonique les couleurs du Papillon deviennent plus foncées, c'est-à-dire que la couleur rouge disparaît, tandis que les pigmentations noires augmentent. Nous observons des changements analogues si nous exposons les Chrysalides au froid ou au chaud, à des températures si hautes ou si basses que l'Insecte tombe dans un état où la respiration ne se fait plus comme d'ordinaire. La suite des deux expériences si différentes en disposition doit être la même. L'organisme est surchargé d'acide carbonique et ne pourra prolonger sa vie que s'il trouve en soi-même le moyen de se pourvoir d'oxygène. Nous avons vu que le pigment rouge peut servir de source d'oxygène et les expériences nous montrent que les pigments de l'épiderme jouent en effet le rôle que nous leur attribuons. Chez les Chrysa-

lides les colorants de l'épiderme se transforment dans leur modification réduite si les Insectes sont exposés assez longtemps à une atmosphère d'acide carbonique, ils deviennent rouge-carmin, rouge bleuâtre, brun violet et à la fin noirâtres. Les pigments rouges sont détruits si les conditions sont telles que nous les voyons dans les expériences, si l'Insecte est forcé de se servir de son fond d'oxygène de réserve, qui lui est donné dans les couleurs que nous voyons apparaître dans son ornementation variée.

SUR

QUELQUES FORMES D'ISOPODES

APPARTENANT A LA FAUNE SOUTERRAINE D'EUROPE

PAR

MM. ADRIEN DOLLFUS et ARMAND VIRÉ

La connaissance de la faune souterraine est une chose d'origine récente, et si depuis un demi-siècle les Autrichiens et les Américains ont exploité sérieusement leur riche domaine souterrain, on peut dire qu'en France la recherche des animaux des cavernes a été longtemps négligée. C'est ainsi que presque seule la faune terrestre de nos cavernes des Pyrénées avait été étudiée, et seulement en partie. Les Coléoptères avaient attiré depuis longtemps l'attention des naturalistes, qui en avaient fait de fort belles études, surtout systématiques. Quelques Myriapodes, quelques Arachnides et Chernétides avaient été récoltés çà et là. Mais la partie la plus riche, la plus vivante, pour ainsi dire, du domaine souterrain était restée lettre morte, nous voulons parler de la faune aquatique.

C'est surtout à cette étude, poursuivie méthodiquement depuis près de dix ans, que nous nous sommes attachés; c'est dans cette voie que nous avons poussé nos amis et collaborateurs, et de nos recherches combinées est sorti déjà tout un petit monde souterrain.

Les *Cæcosphæroma,* les *Vireia,* les *Sphæromides,* les *Fau-*

cheria, les *Stenasellus*, les sept ou huit espèces de *Niphargus* actuellement connues en France, divers Mollusques, pour ne parler que de la faune aquatique, sont des espèces ou des genres de découverte récente.

Bien d'autres restent à trouver, et nous sommes persuadés que la suite des recherches amènera encore nombre de découvertes.

L'étude d'un petit groupe de Crustacés, entièrement insoupçonnés il y a dix ans, nous occupera seule ici, et nous espérons montrer par cette étude, toute incomplète qu'elle soit, combien la zoologie et la biologie générales peuvent gagner à ces nouvelles recherches.

C'eût été certes une bonne fortune pour des naturalistes comme Lamarck ou Geoffroy-Saint-Hilaire d'avoir pu étudier dans leur temps des animaux aussi curieux que ceux que nous présentons aujourd'hui. Ils eussent pu démontrer mathématiquement sur ces formes leurs belles théories de l'influence du milieu, du balancement des organes, etc. Grâce à ces maîtres et aux notions qu'ils ont introduites dans la science, notre rôle pourra être plus modeste que n'eût été le leur ; car à chaque instant le simple exposé des faits nous ramènera, sans qu'il soit besoin de le signaler, à leurs théories si belles et si vraies.

Qu'il nous soit permis, en commençant ce travail, d'adresser des remercîments particuliers à notre Maître éminent, M. le professeur Edmond Perrier, qui, après M. A. Milne-Edwards, dont nous ne pouvons nous rappeler sans émotion les précieux encouragements, nous a mis à même, par tous les moyens en son pouvoir, de mener à bien la récolte si difficile et l'étude délicate de ces groupes nouveaux et précieux.

A. V.

PARTIE SYSTÉMATIQUE

Par A. DOLLFUS

Les recherches faites depuis quelques années dans les eaux souterraines de l'Europe moyenne et méridionale par MM. A. Viré, Galimard, Raymond, Faucher, Valle, Fabiani, Alzona, etc., ont amené la découverte de plusieurs types absolument nouveaux de Crustacés Isopodes très curieux à étudier au point de vue morphologique et très importants à considérer au point de vue phylogénique.

Je ne m'occuperai aujourd'hui que de leur étude morphologique et d'établir leur place dans la classification, laissant de côté toute considération phylogénique qui ne pourrait s'appuyer que sur des comparaisons rigoureuses avec les espèces fossiles; je crois, en effet, qu'il serait prématuré de chercher à formuler, autrement que comme une assez plausible hypothèse, la séduisante théorie qui voudrait voir dans les formes récemment découvertes dans les grottes, les derniers vestiges d'une faune plus ancienne, et peut-être tertiaire, ayant subi seulement les modifications dues à la vie souterraine.

Toutefois, je dois faire ressortir ce fait très important que les Isopodes des eaux souterraines appartiennent à des groupes *dont la plupart des espèces actuellement connues sont marines ou d'eau saumâtre.*

Un autre fait qu'il faut mettre en évidence, c'est l'extrême localisation de ces espèces, une seule ayant été trouvée abondamment dans plusieurs grottes, de la même région il est vrai (*Vireia berica* Fabiani, du Vicentin). Presque toutes sont d'une très grande rareté ; certaines d'entre elles ne sont connues encore que par des exemplaires uniques, aussi leur étude complète est-elle fort difficile, car il est impossible de bien connaître un Isopode sans en étudier les pièces buc-

cales, ce qui nécessite la dissection de cette partie du corps.

Nous espérons que les recherches qui vont se poursuivre dans les grottes nous permettront d'aborder prochainement l'étude des *Asellotes,* avec des matériaux plus nombreux et plus complets que ceux que nous avons actuellement à notre disposition. Je rappellerai seulement ici la découverte du singulier *Stenasellus Virei* Dollfus, cet Asellote vermiforme si bizarre dont M. A. Viré a trouvé un seul exemplaire à Padirac, à 100 mètres de profondeur (1). Nous avions cru pouvoir rattacher les autres espèces des eaux souterraines découvertes jusqu'à présent en Europe, au groupe des *Sphæromidæ,* mais l'examen des pièces buccales m'oblige à rectifier cette première opinion en ce qui concerne deux des types considérés qui ne sont pas des *Sphæromidæ*, mais bien des *Cirolanidæ.* J'appelle toute l'attention des carcinologues, voire même des paléontologues, sur ce fait.

Les *Cirolanidæ* connues jusqu'à ces dernières années sont toutes marines et habitent souvent les plus grandes profondeurs (jusqu'à 2500 mètres, d'après les récoltes du prince de Monaco (2). Une espèce décrite tout récemment par Th. R. R. Stebbing, sous le nom de *Cirolana fluviatilis*, a été trouvée dans un fleuve de l'Afrique du Sud, à deux milles de son embouchure (3), et en 1896, James Benedict a décrit le genre *Cirolanides* découvert dans un puits artésien à San Marcos (Texas) (4).

(1) A. Dollfus, *Sur deux types nouveaux de Crustacés Isopodes appartenant à la faune souterraine des Cévennes* (Bull. Mus. Hist. nat., 1898, p. 25). Le genre *Stenasellus* paraît se rapprocher du groupe des Phreatoicides (Chilton) dont plusieurs espèces appartenant à des genres différents ont été découvertes en Australie par MM. Chilton, Haswell et Sayce. Ajoutons que pendant l'impression de ce mémoire M. Viré vient de retrouver 16 exemplaires du rarissime *Stenasellus*, ce qui porte à 17 le nombre des exemplaires connus.

(2) A. Dollfus, *Note préliminaire sur les espèces du genre Cirolana recueillies pendant les campagnes de l'*Hirondelle *et de la* Princesse-Alice (Bull. Soc. zool. de France, t. XXVIII, 1903, p. 5-10).

(3) Th. R. R. Stebbing, *Marine Investigations in S. Africa, Crustacea,* part. II, Cape-Town, 1902.

(4) James E. Benedict, *Preliminary descriptions of a new genus and three new species of Crustaceans from an artesian well at San Marcos, Texas* (Proc. U. S. Nat. Mus., 1896, p. 615-617).

Je crois qu'il faudra rattacher au même groupe une espèce nouvelle, assez voisine du *Sphæromides Raymondi*, qui a été découverte par M. Valle dans les eaux souterraines de l'Istrie et que ce naturaliste croyait pouvoir rattacher aux *Ægidæ*. Je ne connais cet animal que par un dessin qui m'a été communiqué par M. Viré. Enfin, sans me prononcer à ce sujet, je crois devoir indiquer le très grand intérêt qu'il y aurait à comparer les *Cirolanidæ* avec certaines espèces fossiles, les *Palæga*, qui sont rattachés jusqu'à présent, peut-être justement, aux *Ægidæ*.

En résumé, les *Cirolanidæ* des eaux souterraines de l'Europe, connues jusqu'à présent, appartiennent à trois espèces:

Sphæromides Raymondi (1) Dollfus (des Cévennes);

Faucheria Faucheri (2) Dollfus et Viré (des Cévennes);

? Species ...? (de l'Istrie).

Si nous passons aux *Sphæromidæ*, nous voyons tout d'abord un type bien spécial, que Gerstæcker a décrit dès 1856 sous le nom de *Monolistra cæca* (3).

Cette espèce a été trouvée par F. Schmidt dans les grottes de la Carniole. Le genre *Monolistra* est voisin du genre *Vireia*, dont on trouvera la description ci-dessous ; il présente notamment, comme *Vireia berica* Fabiani, un élargissement très remarquable du carpopodite du deuxième pereiopode (chez le ♂ seulement?). Toutefois, l'absence complète d'uropodes chez les *Vireia* ne me permet pas de les joindre au *Monolistra* qui est caractérisé au contraire par le très grand développement de l'appendice (unique?) des uropodes; cet appendice est plus allongé que chez tout autre Isopode du même groupe.

Nous connaissons donc aujourd'hui en Europe quatre

(1) Malgré l'impropriété du nom générique *Sphæromides*, puisqu'il s'agit d'une Cirolanide, je ne me crois pas autorisé à le modifier.

(2) Nous apprenons, pendant l'impression de ce mémoire, qu'une nouvelle espèce vient d'être décrite sous le nom de *Spelæosphæroma Julium*, par M. G. Feruglio qui la rapproche du *Faucheria Faucheri*; elle provient de la grotte de Vigante (Italie). *Mondo sotterraneo*, 1 et 2, septembre 1904. Udine.

(3) Gerstaecker, *Carcinologische Beiträge* (Wiegmann's Archiv f. Naturg., t. XXII, 1856, p. 159-162, pl. VI, fig. 5-14).

espèces de *Sphæromidæ* (1) des eaux souterraines, appartenant à trois genres différents, savoir :

Monolistra cæca Gerstaecker ;

Cæcosphæroma Virei Dollfus ;

Vireia burgunda Dollfus ;

Vireia berica Fabiani.

Je ne saurais trop insister sur l'intérêt qu'il y aurait à poursuivre les recherches d'Isopodes dans les eaux souterraines plus ou moins profondes. Il est remarquable que toutes les espèces de *Sphæromidæ* et de *Cirolanidæ*, citées jusqu'à présent dans ces habitats en Europe, aient été trouvées dans le bassin des fleuves de la Méditerranée occidentale, et notamment dans les régions suivantes : Cévennes, Bourgogne et Jura, Vicentin, Istrie et Carniole, bien que les grottes des autres régions aient été souvent explorées ; ce fait pourrait avoir une certaine importance pour l'histoire de ces animaux.

(1) Je rappelle ici que quelques espèces de *Sphæromidæ*, appartenant au genre *Sphæroma* proprement dit, ou à des genres très voisins, ont déjà été signalées dans les eaux saumâtres ou douces, surtout de l'Amérique du Nord (Voy. les travaux de miss H. Richardson, sur les États-Unis ; A. Dollfus, sur le Mexique, etc.). Les espèces que nous étudions aujourd'hui sont très différentes au point de vue morphologique.

Famille des « Cirolanidæ ».

G. Sphæromides.

A. Dollfus, Sur deux types nouveaux de Crustacés Isopodes appartenant à la faune souterraine des Cévennes (*Bull. Mus. Hist. nat.*, 1898, p. 35-37).

Diagnose générique (complétée). — Corps allongé. Antennes à tige quinque-articulée, à fouet pluriarticulé. Antennules à tige triarticulée, à fouet pluriarticulé. Yeux absents. Maxillipèdes à palpe quadriarticulé, articles grands et larges, sans processus. Pereion formé de sept segments libres, région coxale nettement délimitée sur les segments 2 à 7. Pereiopodes des trois premiers segments à carpopodite élargi ; pereiopodes des quatre derniers segments grêles, allongés. Les cinq premiers segments pleonaux libres. Pleotelson arrondi. Uropodes flabelliformes à exopodite et endopodite bien développés, subégaux. Animaux d'assez grande taille.

Nous avions cru pouvoir assimiler le *Sphæromides Raymondi* et la *Faucheria Faucheri* aux Sphéromiens, mais l'étude des pièces buccales nous a montré que nous avions affaire, sans hésitation possible, à des Isopodes du groupe des Cirolanes. Il est fort probable que l'on devra y joindre aussi une forme intéressante, récemment découverte par M. Valle, aux environs de Trieste ; cette forme n'est pas encore décrite ; M. Valle a cru pouvoir la rapprocher des *Æga* et a proposé pour elle le nom provisoire de *Proæga Virei ;* ce n'est pas une Ægide, mais bien aussi une Cirolanide, et je crois qu'elle appartient au genre *Sphæromides.*

[Il ne serait pas impossible que certaines espèces fossiles, dont on a fait aussi des Ægides, dussent être considérées également comme des Cirolanides].

Sphæromides Raymondi.

A. Dollfus, Sur deux types nouveaux de Crustacés Isopodes appartenant à la faune souterraine des Cévennes (***Bull. Mus. Hist. nat.*** Paris, 1898, n° 1, p. 36, fig. 1).

Description. — Corps assez allongé, grand, lisse. Cephalon à angles antéro-latéraux presque lobulés ; marge frontale très nette, un peu sinueuse au milieu. Lame frontale (*lamina frontalis*) bien développée, presque cordiforme et présentant un sillon longitudinal ; *clypeus* et labre grands. Yeux absents. Antennes à tige formée de cinq articles épais, à fouet multiarticulé (incomplet dans l'unique exemplaire lorsque je l'ai vu en 1898). Antennules à fouet formé d'environ 17 articles. Mandibule gauche (1) à tranchant (*acies*) large, obtusément tridenté, les dents latérales étant seules accentuées ; lame mobile (*lacinia mobilis*) n'existant plus dans la préparation non plus que l'extrémité du palpe ; *mola* finement épineuse ; condyle bien développé, mais ne paraissant pas accompagné de condyle accessoire. Première maxille à article terminal large et assez court, muni d'environ dix pointes épineuses ; *lacinia* présentant quatre tiges ciliées. Deuxième maxille à lame du deuxième article munie d'environ dix-huit tiges en partie épineuses, les deux lames du troisième article n'en présentent que trois à cinq. Maxillipèdes à palpe bien développé, quadriarticulé.

Pereion : premier segment grand, à angles postéro-latéraux aigus ; segments suivants à parties coxales très nettement délimitées et se prolongeant en pointe ; premiers pereiopodes courts, à propodite grand, ovale allongé, dactylopodyte égalant les deux tiers de la longueur du propodite ;

(1) J'ai examiné les parties buccales gauches sur des préparations faites par M. A. Viré. J'ai réservé l'étude des parties buccales droites, afin de ne pas pousser plus loin la dissection de l'unique exemplaire qui a été trouvé jusqu'à présent.

les deux paires suivantes également préhensiles, mais plus allongées, les dernières très grêles et non préhensiles.

Pleon : segments I à IV libres, à angles postéro-latéraux aigus ; segment V également libre, mais moins développé et à angles cachés sous ceux du segment précédent. Pleotelson à sommet arrondi et poilu sur les bords. Pleopodes arrondis du côté externe et à bords poilus. Uropodes à base très développée avec un processus dentiforme du côté interne ; endopodite un peu plus long que l'exopodite ; ils dépassent un peu le sommet du pleotelson.

Couleur : d'un blanc grisâtre, avec deux petits points pigmentés à la partie antérieure du cephalon.

Dimensions : longueur, 16 millimètres ; largeur, 5^{mm},5.

Un exemplaire ♀ : source de la Dragonnière (Ardèche), récolté par le Dr Paul Raymond.

G. Faucheria (*novum genus*) (1).

(= *Cæcosphæroma* pro parte, Dollfus et Viré, *loc. cit.*)

Diagnose générique. — Corps convexe, sphéromiforme. Antennes assez courtes, à tige quadriarticulée, à fouet pluriarticulé. Antennules presque de même longueur que les antennes, à tige triarticulée, à fouet composé d'un moindre nombre d'articles que celui des antennes. Yeux absents. Maxillipèdes à palpe quadriarticulé, sans processus. Pereion formé de 7 segments libres, région coxale nettement délimitée sur les segments 2 à 7. Pereiopodes des trois premiers segments à carpopodite élargi ; pereiopodes des quatre derniers segments grêles. Pleotelson arrondi, formé de la fusion de tous les segments pleonaux avec le telson ; les deux premiers segments pleonaux se distinguent seulement par une fissure de chaque coté du pleotelson. Uropodes à

(1) Pendant l'impression de ce travail, je reçois communication d'une intéressante étude de M. G. Feruglio sur un nouveau sphéromien, *Spelæosphæroma* (novum genus) *Julium* (nova species), découvert dans la grotte italienne de Par-rieki. (*Il Mondo sotteraneo*, Udine, 1904, n°s 1, 2). Ce nouveau genre paraît avoir de grandes affinités avec le genre *Faucheria*. A. D.

base très développée, à côté interne s'emboîtant exactement aux côtés du pleotelson, exopodite et endopodite rudimentaires. Animal de petite taille.

[Nous sommes obligés, pour les raisons données ci-dessus, de séparer complètement cette petite espèce des *Cæcosphæroma* avec lesquels l'aspect morphologique externe nous l'avait fait confondre, et de la considérer comme appartenant au groupe des Cirolanidés, ce qui ressort avec évidence de l'examen des pièces buccales. Sa forme très convexe et sa faculté de se rouler en boule sont les seuls caractères qui les rapprocheraient des Sphéromiens.]

Faucheria Faucheri, Dollfus et Viré.

[= *Cæcosphæroma Faucheri*, Dollfus et Viré : Sur une nouvelle espèce d'Isopode souterraine, le *Cæcosphæroma Faucheri* (C. R. Acad. des Sc., t. CXXX, 1900, p. 1564-1556)].

Description. — Corps assez court, sphéromiforme, muni de très petits poils espacés. Cephalon arrondi et marginé antérieurement. Lame frontale (*lamina frontalis*) scutiforme ; clypeus bien développé ; labre grand. Antennes (1) à tige 4-articulée, à fouet 7-articulé. Antennules un peu plus courtes que les antennes, à tige 3-articulée, à fouet 5-articulé, les 4 premiers articles du fouet étant garnis de poils olfactifs bien développés.

Mandibules allongées, munies d'un palpe triarticulé, longuement poilu. Mandibule droite à *acies* tridenté, lame mobile formant un appendice large terminé par 5 épines, *mola* étroite, munie au bord de poils spinescents couchés ; mandibule gauche à *acies* sinueux, sans dents distinctes, lame mobile également sans dents et présentant à sa base un appendice muni de six crochets ou épines recourbées, *mola* étroite et poilue spinescente au sommet. Maxilles de

(1) Je rectifie, en ce qui concerne les antennes, la courte diagnose qui a paru en 1902.

la première paire à article terminal muni d'environ dix fortes épines inégales, partiellement pectinées ; *lacinia* terminée par trois tiges poilues. Maxilles de la deuxième paire à lame du 2e article muni d'environ dix longs poils partiellement ciliés, les deux lames du 3e article sont garnies chacune de deux à trois longs poils ne paraissant pas ciliés. Maxillipèdes allongés, étroits, terminés par un petit nombre de poils ciliés, à palpe 4-articulé, articles grands, faiblement ciliés et sans processus.

Pereion : premier segment très développé ; le septième segment est moins large que le sixième. Les parties coxaless ont tout à fait distinctes sur les segments 2 à 7 et beaucoup plus développées sur les quatre derniers. Pereiopodes des trois premiers segments à carpopodite élargi, muni de poils spinescents ; les pereiopodes suivants sont très allongés et grêles.

La coalesence des segments pleonaux avec le telson est presque complète ; toutefois les deux premiers segments pleonaux sont encore distincts par une fissure latérale, mais la division ne se continue pas vers la partie médiane des somites. Pleopodes très petits et longuement ciliés. Uropodes à base très développée, s'emboîtant exactement contre les côtés du pleotelson, munis d'un exopodite et d'un endopodite rudimentaires, l'un couvrant l'autre. Couleur : blanche. Dimensions : longueur, $3^{mm},5$; largeur, $1^{mm},5$.

Quelques exemplaires récoltés par M. Paul Faucher aux environs de Sauve (Gard).

Famille des Sphæromidæ.

G. Cæcosphæroma.

Cæcosphæroma, A. Dollfus, Isopodes recueillis par M. Armand Viré dans les grottes du Jura (*Bull. Mus. Hist. nat.*, 1896, p. 137-139).

Diagnose générique (complétée). — Corps convexe, mince, transparent, se roulant en boule. Cephalon comme dans le

genre *Sphæroma*, mais dépourvu d'yeux; antennes et antennules assez courtes à fouet pauci-articulé; mandibules à palpe triarticulé; maxillipèdes à palpe quadriarticulé, chaque article se prolongeant en processus cilié. Pereion formé de sept segments libres, mais le dernier segment est très réduit et dépourvu de pattes; les pereiopodes sont donc seulement au nombre de six paires. Pleon entièrement coalescent avec le telson. Uropodes appliqués et comme soudés aux côtés du pleotelson (en dessous) et terminés par un seul appendice apical. Animaux très petits.

Cæcosphæroma Virei.

(A. Dollfus, *op. cit.*, p. 138.)

Description. — Corps convexe, peu allongé, se roulant en boule, lisse, transparent, presque glabre. Cephalon arrondi antérieurement, avec une fine ligne marginale frontale; clypeus bien développé, avec processus allongés de part et d'autre du labre qui est grand et quadrangulaire; yeux absents; antennes et antennules presque égales, les premières formées de onze articles, la distinction entre tige et fouet étant difficile à établir; antennules à fouet quadriarticulé, le premier article étant très court.

Mandibule gauche à tranchant (*acies*) tridenté, allongé, lame mobile également tridentée et munie à la base d'un appendice terminé par cinq tigelles ciliées spatuliformes; *mola* épaisse à bord garni d'épines couchées. Première maxille à article terminal très long et muni d'environ huit pointes épineuses, et de deux pointes plus courtes non épineuses; *lacinia* présentant trois tiges ciliées. Deuxième maxille à lame interne munie d'environ dix tiges ciliées, à lames externes garnies d'environ dix tiges annelées. Maxillipèdes à palpe allongé, formé de quatre articles très développés, à processus ciliés.

Pereion : bord postérieur des segments incurvés, l'incurva-

tion allant en augmentant jusqu'au sixième segment; le septième, peu développé et apode, a le bord postérieur droit et les côtés cachés sous les parties latérales du segment précédent.

Les parties coxales des segments 2 à 6 sont assez nettement limitées sous les parties latérales du segment précédent. Pereiopodes des premières paires courts, terminés par un ongle à peine courbé et présentant sur les derniers articles de trois à quatre tiges ciliées; pereiopodes des dernières paires allongés et grêles, ceux du septième segment absents.

Pleon : pas de segments pleonaux libres. Pleotelson très convexe, presque bossu, ne présentant d'autre trace de segmentation qu'un petit sillon transversal très court et peu distinct. Bords du pleotelson repliés en dessous et y formant un large rebord.

Couleur blanchâtre, translucide. Dimensions : longueur, 2^{mm},5 à 3 millimètres ; largeur, 1 millimètre (1).

Ce petit Sphéromien est le premier, appartenant à une famille d'origine marine, qui ait été signalé en France, dans les eaux des grottes; il a été découvert par M. Viré, dans la grotte de Baume-les-Messieurs (Jura) et y paraît rare.

G. Vireia (*novum genus*).

[= *Cæcosphæroma* (pro parte) A. Dollfus, Sur une nouvelle espèce de *Cæcosphæroma* (*Bull. Mus. Hist. nat.*, 1898, p. 271-272).]

Diagnose générique (complétée). — Corps convexe, se roulant en boule; cephalon comme dans le genre *Sphæroma*, mais dépourvu d'yeux ; antennes et antennules à fouet pluri-articulé. Mandibules à palpe triarticulé; maxillipèdes à palpe quadriarticulé, chaque article se prolongeant en processus cilié. Pereion formé de sept segments libres ;

(1) Les ex-trouvés par M. Jodot en octobre 1904 atteignent 12 millimètres sur 4 à 5 millimètres.

pereiopodes au nombre de sept paires. Pleon présentant un segment libre en tout ou partie, les autres coalescents avec le telson. Uropodes nuls. Animaux assez grands, atteignant la taille du *Sphæroma serratum*.

Ce genre, comprenant les espèces qui ont été décrites comme *Cæcosphæroma burgundum* Dollfus, et *C. bericum* Fabiani, doit être séparé du genre *Cæcosphæroma* dont il diffère par l'existence d'un septième segment pereial libre et complet, et par l'absorption complète des uropodes par le pleotelson.

Vireia burgunda.

[= *Cæcosphæroma burgundum*, A. Dollfus, *op. cit.* = *Cæcosphæroma Galimardi* ou *burgundum*, A. Viré (*La Faune souterraine de la France*, 1900, p. 64).]

Description. — Corps grand, convexe, se roulant en boule, muni de très petits poils punctiformes, espacés. Cephalon arrondi antérieurement, avec une fine marge frontale. Clypeus très développé, polygonal, marge latérale accentuée et se prolongeant de chaque côté du labre en un processus allongé, labre grand. Antennes à fouet de douze articles ; antennules à fouet de neuf articles (1). Yeux absents.

Mandibule droite à *acies* tridenté, à lame mobile formant un appendice garni de onze tiges spatuliformes pectinées, et d'un processus très singulier, qui pourrait être la dernière trace du corps de la lame mobile, réduite ici comme d'habitude à son appendice ; *mola* assez étroite, garnie d'épines couchées. Mandibule gauche à *acies* tridenté, à lame mobile obtusément tridentée avec un appendice garni de seize tiges pectinées. Première maxille à article terminal cilié et présentant au sommet douze fortes épines glabres ; *lacinia* à sommet muni de trois tiges ciliées. Deuxième maxille à lame interne bordée de nombreux poils non ciliés, les lames

(1) La diagnose originale doit être modifiée en ce qui concerne les antennes.

externes en ont treize à quatorze. Maxillipèdes à palpe formé de cinq articles, le premier rudimentaire, les quatre derniers larges et se prolongeant en un processus cilié.

Pereion : la partie coxale du premier segment forme en dessous un large rebord, ce segment a une dimension antéro-postérieure presque double de celle du dernier segment. Parties coxales des segments 2 à 7 nettement limitées. Pereiopodes bien développés sur tous les segments ; ceux des premières paires plus courts et moins grêles que ceux des dernières, les premiers pereiopodes présentent plusieurs tiges pectinées, mais la seconde paire ne paraît pas présenter chez le ♂ l'élargissement caractéristique de l'espèce suivante.

Pleon : le premier segment pleonal est *incomplètement distinct du pleotelson,* mais toutefois la fusion est moins complète que dans *Cæcosphæroma Virei.* Pleotelson très convexe et même bossu. Pleopodes à appendices grands mais très minces, ovales, oblongs, ciliés ; pénis (au premier pleopode) formant une tige allongée, un peu recourbée au sommet. Uropodes complètement atrophiés, ne formant qu'un bourrelet latéral au-dessous du pleotelson, et dépourvus d'appendices.

Couleur blanc jaunâtre. Dimensions : longueur, environ 12 millimètres; largeur, 5mm,5.

Exemplaires assez nombreux trouvés par M. Galimard, dans la grotte de la Douix, près Darcey (Cote-d'Or).

Vireia berica.

[= *Cæcosphæroma bericum,* Ramiro Fabiani : Di un nuovo crostaceo Isopodo delle grotte dei Colli Berici nel Vicentino (*Bull. Soc. Entomol. italiana,* XXXIII, 1901, p. 169-176, pl. III).]

Description. — Corps grand, convexe, se roulant en boule, muni de poils punctiformes, espacés. Cephalon bordé antérieurement d'une marge frontale très nette. Antennes à fouet de douze articles (dix à quatorze selon Fabiani), antennules à

fouet de neuf articles (sept à neuf selon Fabiani). Yeux absents. Mandibule droite à *acies* tridenté, à lame mobile formant un appendice garni d'environ neuf tiges spatuliformes plus ou moins pectinées (1), *mola* garnie d'épines couchées. Mandibule gauche à *acies* tridenté, à lame mobile obtusément tridentée, avec un appendice garni d'environ douze tiges pectinées. Maxillipèdes à palpe un peu plus grand et à processus plus développés que dans *C. burgundum*, mais de même forme.

Pereion : La partie coxale du premier segment forme en dessous un large rebord, le premier segment a une dimension antéro-postérieure sensiblement plus grande que celle du dernier segment. Parties coxales des segments 2 à 7 à peine visibles. Pereiopodes bien développés sur tous les segments ; les premiers pereiopodes présentent plusieurs tiges pectinées, les seconds sont chéliformes (chez le ♂ seulement), ce qui provient d'un élargissement important du carpopodite (2).

Pleon : Le premier segment pleonal est complètement distinct du pleotelson. Celui-ci est convexe et bossu. Les pleopodes ont des appendices minces, ovales, oblongs, ciliés. Uropodes complètement atrophiés, ne formant qu'un bourrelet latéral au-dessous du pleotelson, et sans appendices.

Couleur : Blanc jaunâtre.

Dimensions : D'après M. Fabiani qui a vu un grand nombre d'exemplaires, les plus grands ♂ mesureraient 17 millimètres de long sur $8^{mm},5$ de large ; les ♀ auraient 12 millimètres sur $6^{mm},5$.

Les exemplaires que j'ai vus proviennent du Covolo della

(1) Je n'y ai pas vu le curieux processus indiqué dans l'espèce précédente.

(2) Peut-être s'agit-il ici d'un dimorphisme passager, analogue à celui que j'ai eu l'occasion de signaler dans certaines espèces de *Philoscia* ; toutefois, il semble qu'il soit plus constant chez *V. berica*, car je l'ai observé chez tous ♂ adultes que j'ai examinés, et M. Fabiani l'avait signalé avant moi, tandis que chez les *Philoscia* qui présentent ce dimorphisme, et notamment chez *Ph. Couchii*, cet élargissement ne paraît se produire qu'au temps de l'accouplement.

Guerra près Lumignano ; mais il paraît que cette espèce est abondante dans les eaux souterraines de toute la région vicentine (Voy. plus loin : *Habitat*).

Les *Vireia burgunda* et *berica* sont très voisines, mais on les distinguera à première vue par la disposition du premier segment pleonal dont la partie médiane est confondue avec le pleotelson chez *V. burgunda,* tandis qu'il reste entièrement libre sur toute sa longueur chez *V. berica.*

A. D.

PARTIE BIOLOGIQUE ET ANATOMIQUE

Par A. VIRÉ

Habitat.

Le groupe dont il est ici question habite exclusivement les eaux douces souterraines de France, d'Italie et d'Autriche.

Cet habitat est-il le seul, ou bien l'avenir nous en révélera-t-il d'autres? C'est ce qu'il est difficile de dire à l'heure actuelle. C'est un groupe en effet de découverte très récente, la première espèce n'en ayant été trouvée qu'en 1895. Il est possible que d'autres genres ou espèces encore tout à fait insoupçonnées soient trouvées dans l'avenir ; car il faut bien reconnaître que les recherches relatives à la faune des eaux souterraines avaient été jusqu'ici presque toujours subordonnées à celles qui avaient trait à la faune terrestre. Aussi continuerons-nous à faire nous-même et à provoquer principalement la récolte méthodique des animaux qui peuvent se trouver dans les cours d'eau souterrains anciennement connus aussi bien que dans ceux qui ont été découverts dans ces toutes dernières années ou qui pourront être rencontrés dans l'avenir.

Nous recommanderons aussi tout particulièrement aux chercheurs l'exploration de tous les puits d'eau potable situés dans les régions calcaires. Que l'on veuille bien y placer des nasses en fine toile métallique, analogues à celles dont nous nous servons, fréquemment surveillées, et sans aucun doute bien des animaux encore inconnus y seront récoltés. L'exemple du *Faucheria Faucheri*, trouvé de la sorte, est fort encourageant à cet égard.

Le *Cæcosphæroma Virei* est la première espèce récoltée. Je l'ai trouvée moi-même dans la grotte de Baume-les-Messieurs, près Lons-le-Saunier (Jura). La grotte de Baume,

qui débouche dans un « bout du monde » constituant un des plus grandioses paysages de France, est une imposante cavité dont une partie est très connue depuis longtemps. E. Benoit et le frère Ogérien y firent jadis des recherches et ce dernier y a, le premier croyons-nous, signalé la présence d'un amphipode, appelé maintenant *Niphargus Virei* Chevreux. De nouvelles galeries, explorées en 1893 par mon regretté ami Edmond Renault (1), ont porté sa longueur à 1 280 mètres, en partie occupés par une importante rivière et une série de lacs. Il est possible même, qu'en temps d'extrême sécheresse, le siphon terminal soit désamorcé et permette de trouver des prolongations sous la montagne. Nombreuses y sont les espèces animales (Crustacés, Thysanoures, Diptères, Arachnides, Mollusques, etc.).

C'est dans une petite source intérieure, dérivation de la grande rivière, que je pus récolter en septembre 1895, quelques spécimens du curieux Isopode dont il est ici question et que l'on n'a pu retrouver depuis. Il paraît donc y être très peu nombreux ; peut-être a-t-il été en grande partie détruit par le grand Niphargus (*N. Virei*) qui y vit en grand nombre (2).

La lutte pour la vie doit être en effet très intense dans certaines cavernes, comme celle-ci, où les espèces animales sont peu nombreuses, où les espèces végétales font presque absolument défaut, et où par conséquent l'animal le plus fort doit prendre la prépondérance.

Le *Faucheria Faucheri* a été découvert en 1900 par M. Paul Faucher, qui, à notre demande, recherche la faune souterraine de sa région. Il a été trouvé pour la première fois non plus dans des cavernes pénétrables à l'homme, mais dans une série de puits artificiels, communiquant entre eux par des fissures ou rivières souterraines. M. Faucher l'a pris au hameau de Levesque et au village de Sauve (Gard); il l'a retrouvé depuis en compagnie du *Niphargus*

(1) *Mém. de la Soc. de Spéléologie*, n° 4, 1896.
(2) M. Paul Jodot vient d'en retrouver quelques exemplaires (octobre 1904).

Plateaui, var. *meridionalis* Chevreux, à quelques kilomètres de là dans « l'aven de la Sœur ». L'aven de la Sœur est une sorte de regard ouvert par l'infiltration des eaux, sur une grande rivière souterraine que nous avons pu reconnaître par tronçons, grâce à des avens naturels (aven du Frère, de la Sœur, l' « aven », le puits de la Tour du Mole et la source de Sauve) et à des puits artificiels.

Elle va déboucher à la source de Sauve, au bord du Vidourle, petit fleuve côtier qui se jette dans les étangs littoraux du Gard non loin d'Aigues-Mortes.

La profondeur des eaux de cette rivière souterraine atteint par places jusqu'à *29* mètres *en temps d'extrême sécheresse* (aven de la Sœur, 1897, explorations Martel et Viré), et le fond en est, en ces points, de 20 à 25 mètres plus bas que le seuil de déversement à la source de Sauve. Ce fait, qui semble très anormal, peut s'expliquer peut-être par les oscillations répétées du sol dans cette région depuis les temps géologiques, oscillations si bien étudiées depuis peu par M. Mazauric (1), un des plus zélés et des plus compétents *spéléologues* du midi de la France.

La *Vireia burgunda* a été trouvée en 1898 par M. J. Galimard, actuellement préparateur à la Faculté des sciences de Lyon, en compagnie du *Niphargus Virei* Chevreux et du *N. Plateaui*, var. *robustus* Chev., dans la source de la Douix ou rivière souterraine de Darcey (Côte-d'Or). « La source de la Douix, à un kilomètre au nord du village de Darcey, jaillit au pied d'une haute falaise. Elle est impénétrable, mais à quelques mètres plus loin on rencontre une excavation haute, large et peu profonde, dans les flancs de laquelle s'ouvre, à 4 mètres de hauteur, l'orifice d'une galerie qui permet de parvenir au courant souterrain qui forme la source. »

L'intérieur se compose de deux parties :

« 1° D'une galerie large et haute de 5 à 10 mètres, parcou-

(1) Mazauric, *Le Gardon et son canon inférieur* (Mém. de la Soc. de Spéléologie, t. II, n° 12, 1898).

rue par la rivière souterraine que l'on peut explorer sur 120 mètres. On est arrêté à une extrémité par un siphon, à l'autre par des éboulements qui obstruent l'ouverture large et basse qui constitue la source impénétrable de la Douix ;

« 2° De plusieurs fissures et galeries, trop-pleins de la rivière... aboutissant à une seule galerie par laquelle, lorsque les eaux sont très fortes, l'eau est projetée avec fracas. Ce sont ces galeries qui permettent d'arriver au courant souterrain (1). »

La Douix se jette peu après sa sortie dans le ru du Vau, affluent de l'Oze, qui lui-même se jette dans l'Armançon, affluent de l'Yonne.

La *Vireia berica* a été trouvée en 1891 par le Dr Caneva, puis en 1898, par M. Ramiro Fabiani (de Padoue), mais sans être alors décrite ni étudiée. C'est seulement à la suite des recherches que nous fîmes, en compagnie de M. Carlo Alzona, dans les grottes des *Colli Berici*, que M. Fabiani la décrivit dans le *Bolletino della Societa entomologica italiana* (anno XXXIII, trimestre III-IV, 1901).

Dans notre voyage de recherches spéléologiques dans le nord de l'Italie, entrepris sous la conduite dévouée et amicale de M. Carlo Alzona (de Bologne), nous avons récolté cet animal au *Covolo* (ou *Cogolo*) *della Guerra*, près de Lumignano et de Vicence (province de Venise). M. Fabiani nous était inconnu, et nous n'avions appris l'existence d'un nouvel Isopode souterrain dans le Colli Berici que par une note en deux lignes du *Bolletino del Naturalista* (1901, n° 2, Siena).

C'est grâce aux indications d'un aimable châtelain des environs de Vicence, M. le comte Guilio da Schio, que nous abordâmes le Covolo della Guerra.

Cette petite grotte (2) ouverte dans les calcaires oligocènes,

(1) Cl. Drioton, *Les cavernes de la Côte-d'Or* (Mém. de la Soc. de Spéléologie, t. I, n° 8, 1897).

(2) Voy. : A. Viré et Carlo Alzona, *Sur une nouvelle espèce de Cæcosphæroma* (Bull. du Mus. de Paris, 1901, n° 7) ; Ramiro Fabiani, *Di un nuovo*

à une altitude d'environ 170 mètres, se compose d'une galerie de 100 mètres de long environ sur 4 à 6 mètres de large, parcourue par un minuscule ruisselet de 10 à 15 centimètres de profondeur seulement, qui paraît n'être que le trop-plein d'une rivière souterraine plus importante, mais impénétrable.

A côté, et communiquant avec elle par une galerie creusée de main d'homme, est une autre petite grotte, *grotta della Mura* qui a donné à Paolo Lioy de belles récoltes paléontologiques.

M. Fabiani (1) cite encore la *Vireia berica* au gouffre delle Tette, vers le mont Lorrigo, à l'ouest des Colli Berici, où M. Alzona l'a retrouvée, ainsi que dans les grottes des environs de Priabona (*grotta della Poscola* et *grotta della Rana*). M. J. Maheu l'a trouvée de nouveau en 1903 dans une grotte située entre Villa Balzana et le lac Fimon.

Le fait de ces multiples trouvailles semble nous indiquer une aire de dispersion plus grande pour cet animal que pour nos Isopodes de France. Ce fait tient-il seulement à l'insuffisance des explorations ? Nombre de rivières souterraines ont cependant été explorées ces années dernières par nous ou nos amis et la même espèce n'a été trouvée que dans une seule grotte ou dans une région excessivement limitée.

Le *Sphæromides Raymondi* a été récolté en juillet 1896 par notre ami le Dr Paul Raymond (2) actuellement professeur à la Faculté de médecine de Montpellier ; elle provient de la grotte de la Dragonnière où elle vivait avec de nombreux *Niphargus Plateaui*, var. *meridionalis* Chevreux. La grotte de la Dragonnière débouche au niveau de l'Ardèche, non loin du célèbre pont d'Arc, cette colossale arcade naturelle qui forme l'une des principales curiosités du pittoresque cañon de l'Ardèche.

Crostaceo Isopodo (Boll. della Soc. ent. ital., XXXIII, 1901), et Ramiro Fabiani, *Le grotte dei Colli Berici. Antologia Veneta*; *Feltre*, 1902).

(1) Ramiro Fabiani, *I fenomeni carsici dei Colli Berici nel Vicentino*; *Feltre*. Panfilo Castaldi, 1902.

(2) Paul Raymond, *Les rivières souterraines de la Dragonnière et de Midroï* (Ardèche) (Mém. de la Soc. de Spéléologie, t. I, nº 10, 1897).

C'est une des plus curieuses rivières souterraines de France, grâce à l'énigme qu'elle n'a pas permis encore de résoudre. M. Raymond a pu l'atteindre par un ancien trop-plein, qui ne paraît plus s'amorcer, mais il n'a pu en parcourir que la partie médiane (environ 300 mètres) sans pouvoir accéder ni à la partie supérieure, ni à l'issue. Cette issue, contrairement à toutes les apparences, n'est point, ou plutôt n'est qu'en partie à la fontaine de la Dragonnière, qui a donné son nom à la caverne, mais va sans doute grossir l'Ardèche par une source de fond à 2 kilomètres de l'issue précédemment supposée.

Aucune nouvelle recherche n'a été, croyons-nous, entreprise à la Dragonnière depuis 1896. Il serait à souhaiter que l'on y retrouvât cette très curieuse espèce que nous ne pouvons connaître qu'incomplètement par l'unique spécimen trouvé.

Fragments d'anatomie et de biologie relatifs aux Isopodes souterrains précédemment cités.

Remarque générale. — Ces animaux sont blancs et décolorés, comme la plupart des cavernicoles.

Leurs téguments sont transparents et permettent d'apercevoir les grandes masses musculaires et le tube digestif.

Ces téguments sont relativement mous et peu calcifiés, fait qui doit être rapporté à l'absence de la lumière qui paralyse sans doute certaines sécrétions, plutôt qu'à la composition des eaux qui sont en général très calcaires (1).

(1) La quantité de calcaire dissous chimiquement par les eaux souterraines est très considérable et dépasse de beaucoup ce que l'on peut supposer *a priori*. MM. Rahir et Du Bief (*Bull. de la Soc. belge de géol.*, t. X, 1901, p. 11-29) ont étudié à ce point de vue un certain nombre de rivières souterraines de Belgique. De leur très curieux travail, nous extrayons le passage suivant dont les chiffres sont bien significatifs :

« D'après le résidu fixe (action chimique totale) de 20 milligrammes par litre en juillet, qui a été dissous par le passage de la Lesse dans les gale-

I

Sensations et organes sensoriels.

Sens de la lumière. — Chez tous ces êtres l'appareil optique externe, l'œil, est complètement absent, et nous verrons, dans la partie consacrée au cerveau, que, tout au moins dans les types que nous avons pu disséquer, la masse nerveuse (nerfs et ganglions optiques) chargée de recueillir et d'élaborer les sensations optiques, n'existe pas non plus. Il ne saurait donc être question, pour ces animaux, ni d'impressions visuelles proprement dites (forme, couleur, dimensions des objets), ni même de ces impressions plus vagues d'*éclairement* ou de *non éclairement des objets* auxquelles se réduisent, d'après les belles recherches de Félix Plateau (1) les sensations optiques de beaucoup d'Arthropodes. Chez nos cavernicoles la cécité est absolue, par destruction de l'organe et du système nerveux visuels.

Est-ce à dire cependant que la présence ou l'absence de la lumière soit une chose indifférente pour eux, une chose totalement inappréciable? Tout étrange et paradoxal que cela puisse paraître, nous sommes bien obligés de reconnaître le contraire, et cela sans avoir recours à des expériences préparées, dans lesquelles évidemment on doit introduire des éléments étrangers à l'agent expérimenté (chaleur,

ries de la grotte de Han, et d'après le jaugeage des eaux de la rivière, nous pouvons dire qu'en une minute $3^{kg},480$ de matières en solution sortent de la grotte en plus de ce qui y entre ; en une heure $218^{kg},800$; en un jour $5150^{kg},200$. Enfin, en supposant la corrosion égale toute l'année, nous trouvons la quantité énorme de 1 879 750 kilogrammes de produits dissous et charriés par les eaux à l'extérieur. »

Sur ces produits plus des $\frac{7}{10}$ sont du carbonate de chaux.

(1) Félix Plateau, *La vision chez les Arthropodes*. Bruxelles, Hayez, 1872-1887.

sécheresse ou humidité, etc.), éléments qui, pour accessoires qu'ils soient, n'en risquent pas moins de fausser les résultats.

Une observation *in situ*, dans une caverne et une observation de laboratoire suffiront amplement à nous démontrer que la sensation de lumière est perçue, et qu'elle est perçue désagréablement (1), même très longtemps après que les animaux ont été réacclimatés à la lumière.

Au mois de septembre 1900, mon ami Carlo Alzona et moi avons pu observer la *Vireia berica* au Covolo della Guerra, en liberté absolue, dans les eaux où elle se trouve normalement.

Les animaux de cette espèce vivaient en grand nombre dans un tout petit ruisselet sortant d'un siphon naturel, serpentant dans une galerie d'abord parfaitement obscure et qui s'éclairait presque brusquement en aboutissant au dehors par une grande galerie coudée à angle droit. Il n'existe qu'une très légère zone de pénombre.

Très abondants au fond de la grotte et jusqu'à la limite de la pénombre, ces animaux devenaient très rares dans la zone de pénombre, et malgré une observation attentive de plusieurs heures, jamais nous n'en aperçûmes dans la zone éclairée.

Transportés à Paris, dans notre laboratoire, où plusieurs vivent encore après plus de vingt mois de séjour à la lumière ordinaire, ces animaux se sont toujours montrés et se montrent encore essentiellement lucifuges. Ils s'enterrent dans l'argile molle, où ils se creusent de véritables petits terriers et, jamais au début, bien rarement maintenant, nous les avons vus circuler pendant le jour, même pour vaquer aux soins nécessités par la recherche de leur nourriture ; et cependant ils se nourrissent bien (Daphnies, Copepodes divers, etc.), car les derniers survivants ont presque doublé de volume.

(1) Voy. à ce sujet, les expériences citées à propos des Niphargus, dans notre précédent travail : *La faune souterraine de France*. Paris, Baillière, 1900.

Des *Vireia burgunda*, envoyés par notre ami Galimard, avaient été placés d'abord sur un fond solide et uni, également éclairé de tous côtés. Ces animaux étaient toujours en mouvement ; on les voyait s'agiter du matin au soir, chercher les angles, butter la tête contre le fond et les parois, comme pour chercher un abri plus obscur. Parfois ils s'agglôméraient, s'abritant les uns derrière les autres ; les plus exposés à la lumière cherchaient à fuir pour se cacher sous leurs voisins, produisant ainsi une sorte de tourbillon vivant du plus curieux effet.

Un écran opaque fut alors placé sur une moitié du bassin, et au bout de peu de temps tous les animaux se mettaient à l'abri dans la zone plus obscure ainsi produite, suivant les mouvements de l'écran, lorsqu'on le déplaçait. Ces animaux ne sont d'ailleurs pas aussi fouisseurs que la *Vireia berica*.

Si l'on examine les conditions de ces observations, on remarquera que, dans les deux cas, dans la grotte et au laboratoire, les conditions du milieu, au point de vue de la température et de l'humidité, étaient identiquement les mêmes dans toutes les parties du ruisseau et des aquariums (13°,5 C. dans la grotte).

Le seul élément variable était la présence ou l'absence de la lumière diffuse.

Dans ces conditions, on peut dire d'une façon absolue que la lumière, et la lumière seule, pouvait produire la répulsion observée. Nos animaux aveugles étaient donc conscients de sa présence et en étaient désagréablement affectés.

Comment, par quel mécanisme ? Ces animaux, comme nous le verrons au chapitre consacré au cerveau, non seulement ne possèdent plus d'œil, mais n'ont également plus de nerf optique, ni de lobe optique ; ils sont privés de tous les organes propres à manifester, sous une forme consciente, l'existence de la lumière. Il est donc logique de supposer que les rayons chimiques de la lumière sont là seuls en jeu, en agissant directement sur les cellules *pigmentogènes* et par ces cellules sur le système nerveux sensoriel général. Nous

n'avons donc affaire là ni à des sensations optiques vraies ni même à des sensations lumineuses d'essence vague et générale, mais à des phénomènes plus intimes de nutrition presque végétative de certaines cellules sous l'influence des rayons chimiques, phénomènes qui produisent des sensations désagréables parce qu'elles ne sont plus coutumières.

Nous arrêterons là cette analyse, faute d'avoir pu pénétrer plus profondément l'essence intime du phénomène. Des recherches sont d'ailleurs entreprises pour examiner ce que sont devenues chez nos cavernicoles les cellules à pigment, et comment elles se conduisent sous l'influence prolongée de la lumière.

Ce sera l'objet d'un travail ultérieur.

Sens et organes tactiles. Organes a rôle mal défini.

L'arthropode, enveloppé de toutes parts d'un épais revêtement chitineux, serait sans communication avec le monde extérieur au point de vue des impressions sensorielles, si sa carapace n'était, pour ainsi dire, criblée de pores, munis à l'orifice d'une sorte de capuchon, mobile ou non, où viennent se loger des terminaisons nerveuses.

Innombrables sont les formes affectées par ces sortes d'organes, depuis le petit cône surbaissé, immobile, recouvrant l'extrémité du nerf, comme une cloche, jusqu'aux poils de très grandes dimensions, mobiles, bi- ou multiramifiés, que l'on trouve surtout sur les appendices mobiles (pattes, antennes, organes buccaux) où leur role physiologique passe certainement par toutes les phases sensorielles depuis les simples sensations tactiles jusqu'aux sensations les plus hautes du goût, de l'ouïe et de l'odorat.

Délimiter le rôle précis de chacune des formes présentées par ces délicats appareils serait une entreprise aussi considérable que vaine en l'état actuel de nos connaissances. Il faudrait auparavant faire la psychologie sensorielle de ces

animaux, besogne d'autant plus difficile que l'être est plus éloigné de nous dans l'échelle de la vie. Notre rôle se bornera donc à étudier la morphologie de ces appendices sensoriels, trop heureux quand par hasard la forme ou la position de quelques-uns d'entre eux, ou bien une expérience isolée et heureuse nous donnera sinon des certitudes, au moins de fortes présomptions sur leur rôle précis.

Le plus simple des poils que nous considérons comme tactiles est celui que l'on rencontre dans toutes les régions du corps, notamment sur les segments eux-mêmes, et dont l'ensemble a parfois l'aspect d'une fine pubescence.

C'est un simple cône, parfois court et trapu, parfois allongé, mais non ramifié. Presque toujours immobile et attaché au tégument, c'est une simple évagination de la cuticule.

Il est presque toujours lisse et simple. Mais parfois il se complique, surtout lorsqu'il est situé sur les parties mobiles.

C'est ainsi que nous voyons (fig. 1) sur le maxillipède de la *Vireia burgunda* et de la *V. berica*, ainsi que sur celui du *Cæcosphæroma Virei*, des formations mobiles, implantées dans la cuticule, ayant un peu l'aspect d'un spathe d'*arum* et qui porte sur toute sa surface supérieure une série de petites baguettes chitineuses (*p*) raides et fines. On voit sur la figure qu'une cellule nerveuse (*cn*), terminaison d'un des nerfs maxillaires, vient aboutir à la base de l'organe dans lequel elle pénètre.

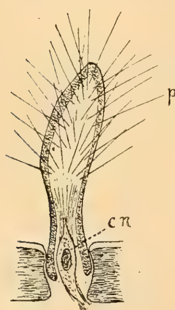


Fig. 1. — Poil sensoriel de la *Vireia burgunda*. — *p*, poils secondaires; *cn*, cellule nerveuse.

Au voisinage de ces poils, sur le même organe du même animal, nous voyons d'autres espèces de poils. C'est d'abord un poil conique (fig. 2, *p*) allongé, simple, non ramifié, sorte de grand cône chitineux, puis, au voisinage de celui-ci, nous apercevons un autre gros poil en battant de cloche (fig 2, *pg*) se colorant vivement par les réactifs. Il est enfoncé dans une sorte de petite cupule du tégument où il est lâchement articulé et assez mobile. Il

est pourvu d'une cavité centrale volumineuse remplie d'un protoplasma granuleux.

Enfin, au voisinage de celui-ci, on rencontre un assez grand nombre de poils bizarres, garnis vers leur milieu de sortes d'appendices imbriqués en feuilles d'artichaut (fig. 2, *pa*) aussi mobiles que les autres et également pourvus d'une cavité centrale volumineuse.



Fig. 2. — Poils sensoriels chez les *Vireia*.

Quel est le rôle exact de ces organes? Ont-ils un rôle purement tactile ? La complication déjà assez grande des derniers, la forme et la place du deuxième sembleraient indiquer une fonction déjà plus élevée que la simple fonction tactile.

Auraient-ils un rôle gustatif? C'est ce qu'en l'état actuel de



Fig. 3. — Poil sensoriel chez la *Vireia berica*.

la question, il est tout à fait impossible de préciser. Nous devons donc nous borner à poser la question sans y répondre.

Cette complication devient d'ailleurs beaucoup plus considérable dans un appendice de la *lacinia mobilis* sur la mâchoire des *Vireia berica*.

Là nous voyons une partie basale surmontée de longues

lanières, curieusement repliées sur les bords et qui rappellent l'aspect de certaines algues marines (fig. 3, *a*). Ces lanières flottent dans le liquide, au milieu des parcelles alimentaires déchirées et broyées par les dents et la mola, et leur rôle gustatif devient ainsi assez probable. Ce singulier organe est accompagné vers son pédoncule d'un organe encore plus énigmatique (fig. 3, *b*) et sur le rôle duquel il est bien difficile de se prononcer. Une grosse tige, courte et trapue, se termine par deux surfaces planes qui portent deux gros ovoïdes chitineux, qui semblent ouverts à l'extrémité distale et contiennent chacun dans leur intérieur deux grosses cellules ovales se colorant fortement par les réactifs.

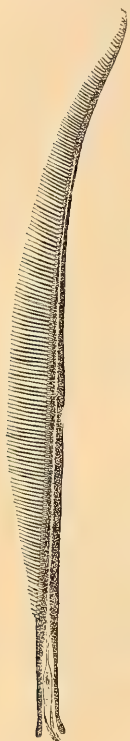


Fig. 4. — Poil sensoriel des *Vireia*.

Ces appareils viennent, à la base, se mettre en connexion avec le système nerveux. Les fibres nerveuses qui s'y rendent sont une ramification du nerf qui se rend dans l'organe précédemment décrit. Mais ceci ne nous apprend pas, d'une manière formelle, si cet organe a les mêmes fonctions que son voisin, le nerf maxillaire recevant des fibres de diverses partie du cerveau. Il nous est donc particulièrement difficile de dire s'il y a analogie ou non dans les fonctions de ces deux sortes d'organes. Nous ne l'avons pas aperçu dans *Vireia burgunda* et *Cæcosphæroma Virei*, mais sa grande fragilité nous empêche de dire s'il existe ou non.

Une autre forme de poil assez compliqué est figurée ci-contre (fig. 4). C'est une longue tige, articulée à la base, et qui loge dans une cavité proximale une cellule nerveuse qui est en connexion avec le nerf mandibulaire. Cette cellule assez allongée s'enfonce profondément dans ce poil et y pousse des prolongements. Une cavité centrale, remplie de protoplasma, s'étend sur toute la longueur de l'organe.

Tout le long du poil existent des poils secondaires qui sont portés eux-mêmes sur un court pédoncule, articulé sur le poil.

Tout cet ensemble est essentiellement mobile; tous les appendices flottent dans le liquide ambiant dans tous les sens et doivent recueillir des sensations d'une finesse exquise.

Mais quelles sont ces sensations. Voici ce qu'il nous est encore impossible de dire.

D'autres formes de poils se rencontrent également sur diverses parties mobiles de nos Crustacés.

Examinons, par exemple, l'articulation d'une patte de



Fig. 5. — Diverses sortes de poils sensoriels sur les articulations des membres des *Vireia*.

Vireia burgunda. Nous y remarquons une variété considérable de formes diverses et peut-être de rôles divers.

C'est d'abord un poil volumineux, plus ou moins contourné, de dimensions et de forme variables (fig. 5, *a*, *f*, *g*) qui se retrouve, plus ou moins modifié, sur presque tous les appendices locomoteurs. Quelques formes s'en retrouveront dans les planches du présent mémoire (Pl. II, 16, fig. 2, *a*).

Ces organes sont toujours volumineux, larges relativement à leur hauteur, et pourvus d'une cavité centrale énorme, remplie de protoplasma où vient se terminer un nerf.

Il en est, en outre, de plusieurs autres catégories. On en voit de simples (fig. 5, *f*), de biramifiés (*g*), de contournés, ou pourvus de prolongements et d'appendices variés (*a*).

Sensations olfactives et organes olfactifs.

Leydig (1) paraît être le premier qui ait bien étudié l'organe dit *olfactif*, organe sur la nature duquel une expérience a pu nous apprendre que le célèbre anatomiste avait vu très juste (2). Nous n'y reviendrons pas ici.

L'appareil olfactif se compose essentiellement d'une série de lamelles ou bâtonnets, creux, vraisemblablement polycellulaires, qui forment une ou plusieurs rangées sur l'antenne interne.

Un élément olfactif se compose d'une espèce de sac, large et plat, articulé sur la partie distale des derniers articles de l'antenne interne, où il se met en rapport avec une ramification (fig. 6, *cn*) du nerf antennaire.

Les parois en sont formées d'une enveloppe chitineuse très fine, qui ne paraît pas être infiltrée de sels calcaires, comme l'est l'enveloppe plus épaisse de l'antenne elle-même. Nous ne l'avons jamais vu faire effervescence avec aucun acide.

Cet organe comprend une partie basilaire (*b*), cylindrique ou cylindro-conique, occupant en longueur à peu près un tiers de l'organe, et d'une lamelle aplatie, séparée en son milieu par une couronne rétrécissant quelque peu son diamètre. Parfois, cette couronne a l'aspect d'une véritable articulation, surtout si on la voit à de très forts grossissements (1250).

Cette partie aplatie est toujours percée à son sommet d'un pore (*p*) qui se présente sous différents aspects, selon

(1) Leydig, *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere*. Bonn, Emil Strauss, 1883.

(2) Armand Viré, *La faune souterraine de France*. Paris, Baillière, 1900.

les préparations. Tantôt il apparaît sous forme d'un petit trou circulaire et semblant (1) occlus par une membrane mince, tantôt on voit ce pore comme distendu et boursouflé par une petite masse protoplasmique qui tend à s'échapper et affecte, en général, une forme irrégulière. Une seule fois nous l'avons vu présenter à peu près la forme régulière en bouton pédonculé, figurée par Bellonci dans son étude sur le *Sphæroma serratum* (Voy. le chapitre consacré au cerveau).

Aux plus forts grossissements et sur les individus à bâtonnets olfactifs énormes dont il va être question, on voit l'intérieur de l'organe constitué par un protoplasma granuleux, étiré en stries longitudinales avec des épaississements globulaires disposés régulièrement sur les stries.

Enfin, à la base du pédoncule, on voit une grosse cellule (*cn*) surmontée parfois d'une plus petite, pénétrer légèrement dans l'organe, en émettant de très minces prolongements (*pn*) qui se confondent bientôt avec les stries du protoplasma (2).

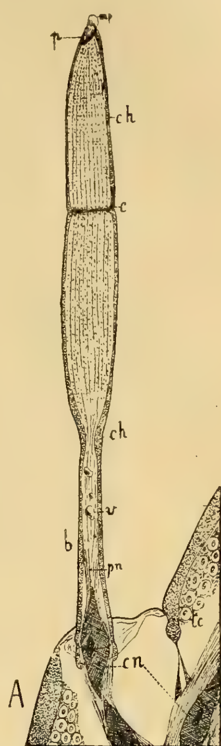


Fig. 6. — Lamelle olfactive des *Vireia*. — *mp*, masse protoplasmique; *p*, pore terminal; *ch*, enveloppe de chitine; *c*, étranglement annulaire; *v*, vacuole; *b*, partie basale; *pn*, prolongement nerveux; *cn*, cellule nerveuse; *tc*, tissu conjonctif; A, fragment de l'antennule.

Le nombre et les dimensions de ces bâtonnets varient dans une même espèce, sans que cela paraisse aller au delà d'une variation individuelle.

Ils sont toujours situés à l'extrémité distale de l'article antennulaire; mais leur

(1) Nous ne saurions vraiment nous prononcer sur l'existence de cette membrane. Malgré les plus forts grossissements la chose ne s'est pas présentée à nos yeux suffisamment nette et irrécusable. Nous serions assez porté cependant à en admettre la présence, étant donnée la difficulté que semble éprouver le protoplasma à s'échapper de l'organe, même si on le presse fortement entre deux lamelles.

(2) Nous n'avons pu, même aux très forts grossissements, suivre les

nombre n'est pas constant, même chez les Sphæromiens oculés et lucicoles. Ils sont par exemple en général de deux sur chaque article chez le *Sphæroma gigas* et un seul chez le *S. serratum*.

Les exemplaires de *Vireia burgunda* et de *V. berica* examinés par nous n'en n'ont présenté qu'un seul par article, de même que les rares exemplaires de *Cæcosphæroma Virei*, tandis que le *Faucheria Faucheri* nous en a présenté de un à trois par article. Nous devons d'ailleurs faire remarquer que vu le peu de solidité de leur articulation, il se peut que plusieurs aient disparu dans les manipulations exigées pour l'extraction des antennes, leur fixation sur la lamelle, leur coloration, etc., à tel point qu'il est des exemplaires où tous ont disparu.

Pour leurs dimensions respectives, on remarque des variations énormes, non seulement si l'on compare ces organes sur les Sphæromiens lucicoles et sur les obscuricoles, mais même si l'on compare les espèces différentes d'obscuricoles entre elles, ou les individus d'une même espèce. Donnons ici quelques exemples, sans entrer dans trop de détails ; car toutes les figures, dessinées à la chambre claire et ramenées ensuite mécaniquement à la même échelle, seront plus éloquentes que tous les commentaires.

Dans le *Sphæroma gigas*, ces bâtonnets, au nombre de deux par article, sont de dimensions minimes et n'atteignent pas la dimension de l'article lui-même.

Il en est de même de l'unique bâtonnet du *Sphæroma serratum*.

prolongements des cellules nerveuses très loin à l'intérieur du bâtonnet. A plus forte raison ne saurions-nous considérer comme terminaison nerveuse la petite masse irrégulièrement arrondie que l'on voit parfois faire saillie à l'extrémité de l'organe ; cette masse ne paraît être autre chose qu'une petite masse protoplasmique tendant à s'échapper.

A l'intérieur de cet organe se voient parfois des sortes de gros globules réfringents, très bien figurés par Leydig et sur la nature desquels les divers auteurs ne sont pas toujours d'accord (fig. 6, *v*). D'après l'examen d'un grand nombre de pièces, nous pouvons affirmer que ces globules manquent très fréquemment et qu'ils ne paraissent être que des vacuoles accidentelles produites après la mort par la condensation du protoplasma, ou la sortie de cette substance au dehors par le pore terminal.

Dans la *Vireia burgunda* et la *V. berica*, ils dépassent toujours la longueur de l'article. Il en est de même dans le *Cæcosphæroma Virei*. Enfin, dans le *Faucheria Faucheri*, ils ont jusqu'à trois et quatre fois la longueur de l'article.

Cette dernière espèce présente un cas des plus curieux de polymorphisme de ces organes. Deux état en sont figurés plus loin (fig. 7).

Dans le premier, nous voyons de véritables batteries de bâtonnets (*bo*) accumulés sur l'article, bâtonnets assez longs, dépassant les dimensions de l'article, et orientés parallèlement entre eux.

Dans l'autre exemplaire figuré, nous ne voyons plus qu'un seul bâtonnet et cela ne paraît pas dû à la disparition accidentelle d'autres bâtonnets ayant pu exister. Un examen attentif de toute la surface d'articulation des éléments antennaires ne nous a laissé voir aucune base d'implantation d'où auraient pu sortir de pareils organes.

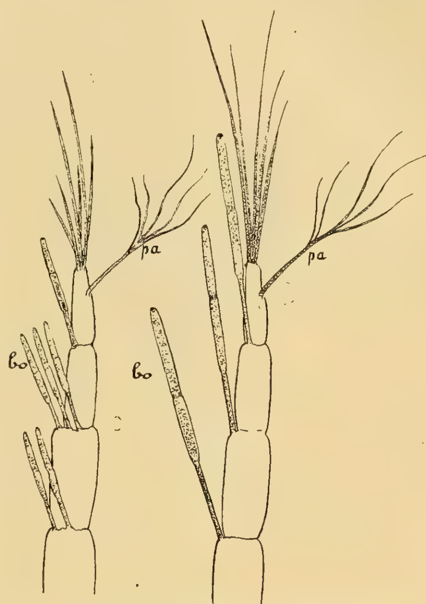


Fig. 7. — Polymorphisme des organes olfactifs de la *Faucheria Faucheri*.

Or, ici, nous trouvons les dimensions formidablement exagérées, comme on peut s'en convaincre par l'examen de la figure. On ne paraît d'ailleurs pas être ici en présence d'un cas tératologique, deux autres des exemplaires examinés présentant le même phénomène.

Il est un fait remarquable, c'est que, en général, lorsqu'on ne trouve qu'un seul de ces bâtonnets par article, et que ce bâtonnet n'est pas aussi exagérément développé que dans le cas présent, on trouve également des poils tactiles ordi-

naires plus ou moins longs sur le même article. Quand, au contraire, ces bâtonnets sont ainsi hypertrophiés ou sont au nombre de deux ou plusieurs, ces poils n'existent pas.

Sur le *Sphæromides Raymondi*, nous n'avons pas vu ces organes, mais nous n'en saurions rien conclure; le seul exemplaire qui ait été trouvé par le Dr Paul Raymond nous est arrivé par la poste depuis Pont-Saint-Esprit (Gard) jusqu'à Paris après avoir été transporté préalablement à travers les Causses en compagnie de nombreux *Niphargus*; les cahotements du voyage expliqueraient facilement la disparition de ces fragiles organes, s'ils ont existé. Il est à souhaiter que M. Raymond ou M. Mazauric, qui explorent cette région, puissent retrouver l'espèce en nombre suffisant pour l'étude.

Sens et organes de l'audition.

Les perceptions auditives existent chez certains Sphæromiens avec une acuité toute particulière (1).



Fig. 8. — Poil auditif (?) de *Vireia*.

Ce ne sont plus des perceptions vagues, comme pour la lumière, mais des sensations nettes et précises, qui les font fuir au moindre bruit.

Il doit donc exister un organe spécial affecté à ces sensations.

Or, on n'a constaté, ni chez les Sphæromiens lucioles, ni chez les Sphæromiens cavernicoles aucune trace de l'organe auditif si bien spécifié des Décapodes.

Et jusqu'ici on a localisé, avec vraisemblance, mais sans une certitude absolue, le siège de ces sensations dans un organe d'un type tout à fait différent de ce qui existe chez les Décapodes.

(1) A. Viré, *loc. cit.*

C'est un poil ramifié, composé d'une longue tige articulée sur le tégument, parfois directement (fig. 8), parfois par l'intermédiaire d'un pédoncule (fig. 9).

Comme pour l'organe olfactif, une cellule sensorielle nerveuse (*cn*) vient s'implanter à la base de ce poil tubulaire et émettre de très fins prolongements, bientôt perdus dans le protoplasma.

L'extrémité distale de ce poil auditif peut rester du même calibre que le poil et s'atténuer progressivement (fig. 8), tantôt, au contraire, s'épaissir en une sorte de plateau ou de massue (fig. 9).

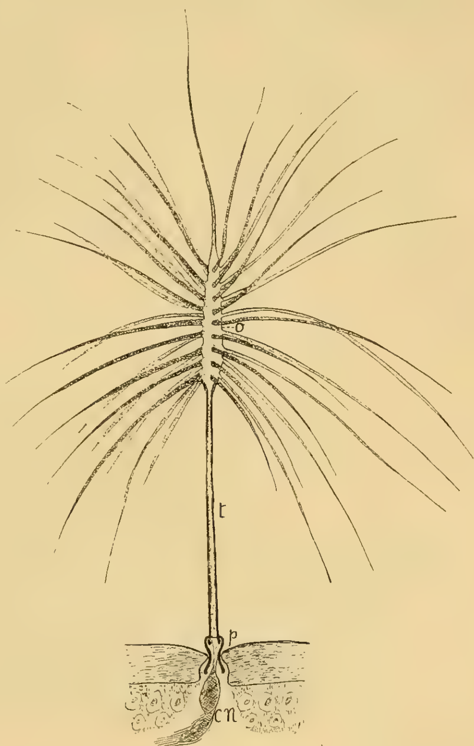


Fig. 9. — Poil auditif (?) de *Sphæromides Raymondi*.

Dans le second cas, l'extrémité épaissie porte des prolongements très longs, assez fins, mobiles, ondulant dans le liquide ambiant et non plus rigides comme la plupart des autres poils sensoriels.

Dans le premier cas, l'extrémité du poil se divise insensiblement, sans renflement, et se prolonge par les poils ondulants beaucoup plus fins que dans le cas précédent (fig. 8).

Ces poils se retrouvent, d'ailleurs, dans d'autres groupes, les Asellottes, en particulier.

Les parties ondulantes entreraient, selon certaines expériences, en vibration à l'unisson de certains sons et par leur

mobilité dans le liquide ambiant, pourraient évidemment constituer un organe excellemment approprié à la collection des moindres vibrations sonores.

Ces organes sont toujours très hypertrophiés dans les formes cavernicoles. Mais s'il est vrai de dire qu'on les trouve surtout, comme les bâtonnets olfactifs, sur l'antenne interne, parfois l'antenne externe en est pourvue, et même, comme chez le *Sphæromides Raymondi*, on peut les trouver en très grand nombre dans toutes les régions du corps et plus particulièrement sur les articles des pattes. Ces régions portent plutôt l'organe représenté par la figure 8 que le type de la figure 9.

II

Le cerveau.

COMPARAISON SOMMAIRE AVEC LES TYPES NORMAUX

Nous n'entreprendrons pas de faire ici l'étude histologique et morphologique complète et détaillée du cerveau de nos Sphæromiens cavernicoles. Cette étude sera plus utilement entreprise, lorsque dans une série ultérieure de mémoires, nous aurons étudié les autres Isopodes, puis les Amphipodes souterrains.

Ce n'est qu'après ces études que nous nous proposons de traiter à fond les phénomènes si curieux de la disparition des nerfs et des lobes cérébraux qui recueillent, chez les animaux normaux, les impressions produites par la lumière. Peut-être la série des formes graduellement intermédiaires entre les Asellus lucicoles et les Asellus cavernicoles nous sera-t-elle alors d'un utile secours.

Et même, dans le groupe restreint que nous étudions aujourd'hui, nous devons, forcément, nous réduire encore et nous limiter.

Nous n'avons aucune donnée ni sur le cerveau du *Sphæ-*

romides Raymondi, ni sur celui du *Cæcosphæroma Virei*. Un exemplaire de la première forme et trois ou quatre de la seconde sont tout ce que l'on connaît et nous n'avons pas cru pouvoir nous permettre de les disséquer.

Le *Faucheria Faucheri* lui-même est trop peu abondant pour nous permettre de généraliser les résultats obtenus sur un seul cerveau.

Plusieurs cerveaux de *Vireia burgunda* ont été examinés, mais c'est surtout sur la *Vireia berica* que nous avons pu opérer en grand.

Ces deux espèces forment un groupe très homogène et en général ce qui s'applique à l'un s'applique à l'autre. Aussi, dans les généralités auxquelles nous nous bornons aujourd'hui, nous n'avons pas à séparer l'un de l'autre.

Nous avons comparé ces types au cerveau du *Sphæroma gigas* et du *S. serratum*.

Pour ce dernier type, Bellonci (1) a publié déjà un fort beau travail, que nous avons contrôlé par la dissection et les coupes, et qui peut passer pour un modèle.

Ce qui frappe à première vue, lorsque l'on compare le cerveau du *Sphæroma serratum* à celui des *Vireia*, c'est l'aspect massif de ce dernier. La partie moyenne et inférieure du cerveau (deuto et tritocerebron) sont larges et trapues et s'étendent autour de l'œsophage un peu plus bas que dans le type lucicole. Leur largeur, comparée à leur hauteur, est aussi plus considérable.

Par contre, le protocerebron est fort peu volumineux, nous allons voir pourquoi.

Protocerebron. — Le protocerebron, chez les formes cavernicoles, est réduit à peu près aux lobes supérieurs. Encore ceux-ci sont-ils minces et peu volumineux. Toute une partie du cerveau et de ses annexes, l'œil dans son entier, le nerf optique et le lobe optique avec sa vésicule sont totalement disparus. Dans aucun des exemplaires disséqués il ne nous a

(1) Bellonci, *Sistema nervoso e organi dei sensi della Sphæroma serratum* (Acad. d. Lincei, 1881).

été possible de trouver trace d'aucune de ces parties. Cependant le cerveau a été enlevé très soigneusement au moyen de la loupe binoculaire de Zeiss, qui permet de disséquer les moindres parties.

Dans ces types, depuis très longtemps adaptés au milieu souterrain, tout l'appareil consacré aux impressions lumineuses est radicalement disparu.

Deutocerebron. — Par contre, le deutocerebron s'est exagérément développé. La surface en est sillonnée et boursouflée et au lieu d'avoir affaire à une masse lisse et arrondie comme dans le *Sphæroma serratum*, nous trouvons une portion coupée de sillons (nous dirions presque de circonvolutions). L'intérieur est bourré de *glomérules olfactifs* singulièrement développés (fig. 10, *go*).

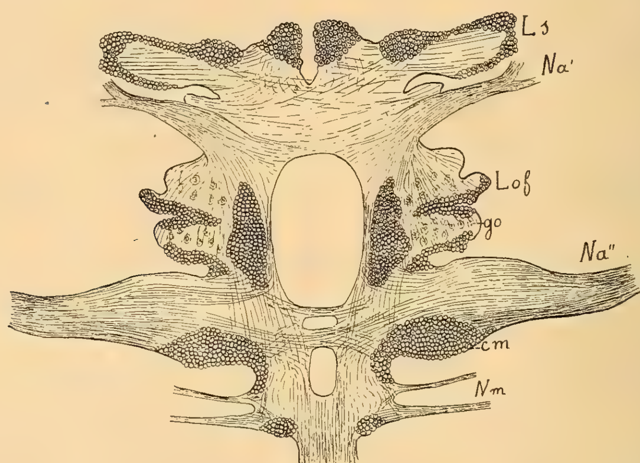


Fig. 10. — Coupe du cerveau de *Vireia berica.*

Enfin de grosses cellules motrices (*cm*) se voient en grand nombre à la partie inférieure de cette portion du cerveau.

Un nerf assez volumineux (N*a'*) contrastant avec le nerf grêle correspondant chez les Sphæromiens lucicoles se rend à l'antenne interne. Ce développement exagéré est en parfaite concordance avec l'hypertrophie énorme que nous avons constatée dans les bâtonnets olfactifs de cette antenne.

Tritocerebron. — Non moins hypertrophié est le tritocerebron, dont le nerf (Na''), gros et volumineux, se rend à l'antenne externe. Les fibres fasciculées de ce nerf ont tout envahi. Elles englobent dans leur masse les cellules motrices qui forment à leur base une masse bien distincte sur les coupes, mais qui, sur le cerveau entier, s'y distinguent à peine extérieurement, repoussant jusqu'au-dessous de l'œsophage les racines des nerfs mandibulaires et le ganglion sous-œsophagien (1).

Système nerveux général. — Rien de bien saillant à dire pour l'instant sur le système nerveux général qui est bien typiquement constitué comme chez les Sphæroma lucicoles. Il y a sept ganglions thoraciques donnant naissance à deux paires de nerfs et cinq ganglions abdominaux bien distincts quoique très rapprochés les uns des autres, qui innervent les appendices respiratoires. Plus tard, si de nouveaux matériaux peuvent être récoltés en assez grande abondance, il y aura lieu de voir si la disparition des appendices du septième article du *Cœcosphæroma Virei* a entraîné la disparition du ganglion correspondant, et comment se comportent les systèmes nerveux du *Sphæromides Raymondi* et du *Faucheria Faucheri*.

III

Origine de ces espèces.

CES ANIMAUX FORMENT UN GROUPE ABSOLUMENT ABERRANT PARMI LA FAUNE AQUATIQUE DE NOS CONTINENTS

Contrairement à leurs proches voisins, les Sphæromes et les Cirolanes, nos animaux n'ont été encore rencontrés que

(1) D'après Packard (*The cave fauna of North America*, Nat. Acad. of Sc., nov. 1886) ce fait d'hypertrophie du deuto et du tritocerebron ne se serait pas produit chez la *Cæcidotea stygia*; ces lobes seraient identiques à ceux des Asellus normaux. Nous n'avons pas vérifié la chose, réservant les Asellotes pour une étude ultérieure.

dans les eaux douces des grottes. S'il est inexact de dire que les Sphæromes et les Cirolanes soient exclusivement marins, puisque très exceptionnellement il en a été trouvé dans certains fleuves, tout au moins peut-on dire qu'aucun de ces animaux n'est connu dans nos fleuves ou rivières du Jura, de la Côte-d'Or, de l'Ardèche ni du Gard, pas plus que dans le Bachiglione en Italie ou dans les rivières superficielles du Sud de l'Autriche, où se rendent les eaux qui nourrissent nos animaux.

Or les théories qui voulaient voir dans les animaux souterrains des êtres créés sur place en vue de leur habitat spécial, ont fait leur temps et il n'est plus un naturaliste sérieux qui puisse à l'heure actuelle les soutenir.

Les cavernicoles, comme nous l'avons exposé ailleurs (1) sont les descendants modifiés d'animaux de la surface du sol entraînés accidentellement sous terre et qui ont subi toutes les adaptations et modifications dues au milieu.

Mais comme on ne voit à l'heure actuelle dans nos régions aucun être susceptible d'être l'ancêtre des animaux qui constituent ce groupe particulier, on est obligé de chercher ailleurs leur origine.

La paléontologie vient heureusement nous aider en nous montrant dans les temps tertiaires un certain nombre d'animaux vivant chez nous qui ont très bien pu devenir les ancêtres de nos cavernicoles.

C'est ainsi que l'on a trouvé dans les *marnes sannoisiennes* des Sphæromiens (*Eosphæroma*, etc.), espèces saumâtres ou d'eau douce, que les travertins de Sézanne ont livré à M. le professeur Munier-Chalmas de véritables Sphæromiens d'eau douce, et qu'un fossile de l'oligocène du Tyrol, le *Palæga scrobiculata* von Ammon, se rapproche étrangement de nos Cirolanidés et notamment du *Sphæromides* et de l'énigmatique Proæga.

(1) A. Viré, *Influence de la lumière et de l'obscurité sur la transformation des animaux* (Soc. anthrop. de Paris, XIXe conférence annuelle transformiste, 1902).

Et sans vouloir faire un dogme de cette idée on est tenté, tant la chose est vraisemblable, de voir dans nos Cœcosphæroma, Vireia, Sphæromides et Faucheria, des descendants d'anciennes espèces lucicoles tertiaires acclimatées sous terre, alors que leurs congénères auraient émigré de nos régions par suite de changements de climats ou toute autre condition biologique indéterminée dont l'effet ne se serait pas fait sentir dans le milieu souterrain beaucoup plus constant.

IV

Fragments biologiques.

La biologie de ces espèces n'est encore qu'ébauchée; les mœurs sont inconnues pour les uns, peu connues pour les autres. Enfin leur distribution géographique n'est vraisemblablement connue qu'en partie.

Ces animaux paraissent, jusqu'à nouvel ordre tout au moins, être en voie de régression.

La rareté de leurs habitats, le petit nombre d'individus de chaque espèce tendent à le faire supposer. On ne connaît, en effet, que quatre (1) exemplaires des *Cœcosphæroma Virei;* le *Faucheria Faucheri* et la *Vireia burgunda* en comptent à peine chacun quelques dizaines, et le *Sphæromides* n'est connu que par l'exemplaire unique, trouvé par le Dr Raymond et que celui-ci a bien voulu offrir gracieusement à la collection spéléologique que j'ai constituée au Muséum de Paris.

Seule la *Vireia berica* fait exception. J'ignore le nombre d'exemplaires recueillis par MM. Caneva et Fabiani, mais M. Alzona et moi en avons bien récolté 1 500 ou 2 000 exemplaires dans la grotte de la Guerra.

Les mœurs de tous ces animaux, au moins pour le peu que nous en savons, tout en ayant des points communs,

(1) Dix-huit depuis octobre 1904.

paraissent présenter des particularités spéciales à chacun et assez différentes selon les espèces.

Cæcosphæroma Virei. — Cet animal a été trouvé, comme nous l'expliquons d'autre part, dans une très petite source intérieure de la grotte de Baume-les-Messieurs (Jura). Ils étaient à peine immergés dans l'eau.

Leur acuité auditive était assez considérable. « Le bruit des pas de nos aides marchant à plusieurs mètres dans la galerie de la grotte, le bruit de la voix, de la toux un peu forte les faisaient immédiatement rouler en boule, et ils ne se décidaient à quitter leur immobilité que, parfois, plusieurs minutes après que le bruit avait cessé (1). »

C'est tout ce que nous avons observé au moment de la capture. Nous ne pensions pas, en effet, avoir affaire à une espèce aussi rare et espérions pouvoir en faire ultérieurement une étude détaillée. L'occasion depuis ne s'est plus retrouvée.

Faucheria Faucheri. — Nous ne connaissons absolument rien sur ses mœurs. Peut-être M. Faucher pourra-t-il observer des exemplaires en aquarium chez lui, car il ne faut guère songer à expédier à notre laboratoire ces animaux à l'état vivant.

Vireia burgunda. — Il n'y a pas d'observations sur place, mais M. Galimard ayant eu l'extrême obligeance de nous en adresser par colis postal un certain nombre d'exemplaires vivants, nous les avons conservés plusieurs semaines en aquarium.

Ils ne paraissent pas posséder les facultés auditives des *Cæcosphæroma Virei*, et ne réagissent guère au bruit. Le mouvement de l'eau, seul, et encore dans leur voisinage immédiat, les troublait et les faisait rouler en boule.

Nous ne parlerons pas ici de leur sensibilité à la lumière, ayant déjà traité le sujet plus haut.

Ces animaux peuvent rester assez longtemps hors de l'eau, *mais à condition essentielle que leurs appareils respiratoires restent plongés dans le liquide.* Leur forme très concave

(1) A. Viré, *loc. cit.* Les observations communiquées par M. Jodot confirment cette observation.

leur permet en effet d'emprisonner entre leur abdomen et un sol *suffisamment plan et résistant*, une certaine quantité d'eau dans laquelle s'effectue la respiration. C'est ainsi qu'on les voyait assez fréquemment grimper après les parois de verre des aquariums (ce qui est arrivé plusieurs fois et a obligé à recouvrir hermétiquement ces derniers), ils ne tardaient pas à périr sur le sol sec, grâce à la disparition rapide de leur provision d'eau.

Ils pouvaient rester plusieurs heures hors de l'eau, sur une petite île d'argile humide (rapportée de la rivière souterraine de Padirac) que nous leur avions ménagée.

Dans un autre aquarium nous avons disposé une île toute semblable, mais composée avec du sable charrié par les ruisselets souterrains des Catacombes de Paris.

Ils y circulaient parfois rapidement, mais jamais ils n'y stationnaient, malgré son humidité relative, leur réserve d'eau étant vite épuisée par l'absorption capillaire du sable.

Ces animaux ne s'acclimatèrent pas et périrent après quelques semaines d'observation.

Vireia berica. — Bien plus résistante est cette espèce et nous en avons encore quelques exemplaires vivants après vingt mois de captivité. Ils supportèrent très bien le transport de leurs grottes d'Italie jusqu'à Paris et un voyage qui dura près de trois semaines. Nous avions soin de renouveler leur eau une ou deux fois par jour, selon l'occasion, et nous n'en perdîmes guère plus de 10 p. 100.

Ils supportèrent bien la captivité, mais les gros exemplaires ne vécurent guère plus de trois à six mois. Les plus petits seuls survécurent et s'acclimatèrent bien ; mais ils ne se sont pas reproduits. Ils prennent certainement de la nourriture, puisqu'ils ont doublé de volume (1),

(1) La plupart des auteurs qui ont conservé des animaux en aquarium s'accordent presque tous à dire que ces animaux ne prennent aucune nourriture (Protée, Niphargus, etc.). La conscience scientifique indiscutable de ces auteurs et leur habileté d'observation nous interdisent de mettre en doute leurs assertions. Cependant nous avons nous-même observé le contraire dans nombre de cas. Des Protées rapportés d'Au-

mais il m'a été toujours impossible de les voir manger.

Comme la *V. burgunda,* ils peuvent rester longtemps hors de l'eau, dans un milieu humide, et on les voit parfois séjourner plusieurs jours sur leur îlot d'argile; plus fréquemment d'ailleurs, comme le remarque M. Ramiro Fabiani (1) qui les a fort bien observés, ils se tiennent longtemps au fond de l'eau.

Souvent, comme l'a remarqué aussi M. Fabiani, ils s'y tiennent immobiles, dressent la tête et agitent leurs antennes en tous sens, comme pour sentir de loin la présence de l'ennemi ou de la proie.

Parfois encore, ils se roulent en boule et restent immobiles des journées entières; on les croit morts et ils ne sont qu'endormis, comme on s'en aperçoit si on les remue.

Enfin nous avons pu constater que, dans notre aquarium tout au moins, ce sont des animaux essentiellement fouisseurs, qui se creusent des sortes de nids dans l'argile où ils disparaissent pendant des semaines entières. Ils rejettent la terre en haut en sorte que notre îlot apparaît comme hérissé de minuscules taupinières.

Ce fait est-il général dans l'espèce, ou ne s'est-il produit que chez nous par la tendance qu'ont ces animaux à fuir la lumière? C'est ce que nous ne pourrions dire. Nous n'avons pas observé, au Covolo della Guerra, de pareilles taupinières, le fond argileux du ruisseau étant en général très lisse.

Nous comptons enfin, lorsque nous aurons pu nous procurer de nouveaux individus, instituer des expériences comparatives, sur les mœurs de ces animaux, en en conservant à la lumière et en en maintenant à l'obscurité du laboratoire des Catacombes.

triche en 1900 et 1901 sont encore vivants chez nous (mars 1904) et ils se nourrissent très bien de *vers de vase* (larves de Chironomus), de Daphnies, de petits Crustacés. Il leur faut, d'ailleurs, semble-t-il, une nourriture vivante. Il en est de même pour les Niphargus et nos Vireia.

(1) Fabiani, *loc. cit.*

CONCLUSION

Comme on le voit, l'étude de ces deux groupes souterrains des Sphæromiens et des Cirolaniens nous montre plusieurs faits biologiques importants.

1° L'absence de lumière a donné à ces êtres des caractères particuliers. Ils sont blancs et décolorés ; ils ont des téguments *relativement* mous et moins calcifiés que chez les espèces lucicoles.

2° L'absence de fonction de l'œil a entraîné non seulement la disparition de celui-ci, mais encore celle de tout le système nerveux optique (lobes et nerfs optiques) modifiant sur ce premier point la constitution du cerveau.

3° Les sens du tact, de l'ouïe et de l'odorat, qui, par la disparition de l'œil, acquièrent un rôle prépondérant, se sont considérablement hypertrophiés, entraînant consécutivement une seconde modification du cerveau. Les parties olfactives et auditives sont devenues beaucoup plus volumineuses que chez les animaux lucicoles ; les cellules motrices et les fibres se sont multipliées, en sorte que la surface et le volume du cerveau sont devenus énormes, et que l'ensemble des deuto et tritocerebron descend beaucoup plus bas le long de l'œsophage que dans l'état normal. C'est là un phénomène biologique des plus importants.

4° L'existence de ces formes sous terre semble indiquer, pour la faune souterraine, une origine double ; il y a sous terre des animaux qui ne sont autre chose que des formes adaptatives de la faune superficielle actuelle ; mais à côté il en est d'autres — et les groupes ici considérés sont du nombre — qui paraissent être des résidus de la faune tertiaire disparue de nos continents par suite des changements

de climats, et dont on retrouve les fossiles dans les couches géologiques ; ces rares survivants ont dû se maintenir dans les cavernes par suite de la constance plus grande du milieu souterrain.

Tels sont les faits les plus généraux qui se dégagent de cette étude.

Nous n'avons pas la prétention d'y avoir résolu ou même abordé tous les problèmes que suggère l'étude du monde souterrain, et dans une série ultérieure de mémoires nous chercherons à traiter de nouvelles questions.

Armand Viré.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XIV

Fig. 1. — *Sphæromides Raymondi* Dollfus.
Fig. 2. — *Faucheria Faucheri* Dollfus et Viré.
Fig. 2 *a*. — Extrémité de la première patte péréiale.
Fig. 3. — *Cæcosphæroma Virei* Dollfus.
Fig. 3 *a*. — Pleotelson (vu en dessous) avec les pleopodes et les uropodes.
Fig. 3 *b*. — Cephalon (vu en dessous).
Fig. 4. — *Vireia burgunda* Dollfus ♂.
Fig. 4 *a*. — Cephalon et premiers segments péréiaux, vus en dessous.
Fig. 5. — *Vireia berica* Fabiani ♀.
Fig. 5 *a*. — Extrémité de la deuxième patte péréiale chez le ♂.

PLANCHE XV

Fig. 1. — Maxillipède de *Sphæromides Raymondi* Dollfus.
Fig. 2. — de *Faucheria Faucheri* Dollfus et Viré.
Fig. 3. — de *Cæcosphæroma Virei* Dollfus.
Fig. 4. — de *Vireia burgunda* Dollfus.
Fig. 5. — *Vireia berica* Fabiani.
Fig. 6. — Mandibule gauche de *Sphæromides Raymondi* Dollfus.
Fig. 7. — droite de *Faucheria Faucheri* Dollfus et Viré.
Fig. 8. — gauche du même.
Fig. 9. — gauche de *Cæcosphæroma Virei* Dollfus.
Fig. 10. — droite de *Vireia burgunda* Dollfus.
Fig. 11. — gauche du même.
Fig. 12. — droite de *Vireia berica* Fabiani.
Fig. 13. — gauche du même.

ERRATA

Page 1, ligne 5 du haut, *au lieu de* « WEISSMANN », *lire* WEISMANN (corriger cette erreur dans tout le mémoire).
Page 4, ligne 2 du bas, *au lieu de* « deux », *lire* « trois ».
Page 15, ligne 16 du haut, *supprimer* « qu'il ne cite cependant pas ».
Page 41, ligne 18 du haut, *au lieu de* « *Schizoladium* », *lire* « *Schizocladium* ».
Page 194, ligne 11 du bas, *au lieu de* « ur près », *lire* « sur près ».
Page 203, ligne 9 du haut, *au lieu de* « baal », *lire* « basal ».
Page 206, ligne 3 du haut, *au lieu de* « intrmédiaires », *lire* « intermédiaires ».

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE

DES

ANNALES DES SCIENCES NATURELLES

Huitième série (1896-1905)

PARTIE ZOOLOGIE

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

B

D

E

J

L

O

P

Q

R

S

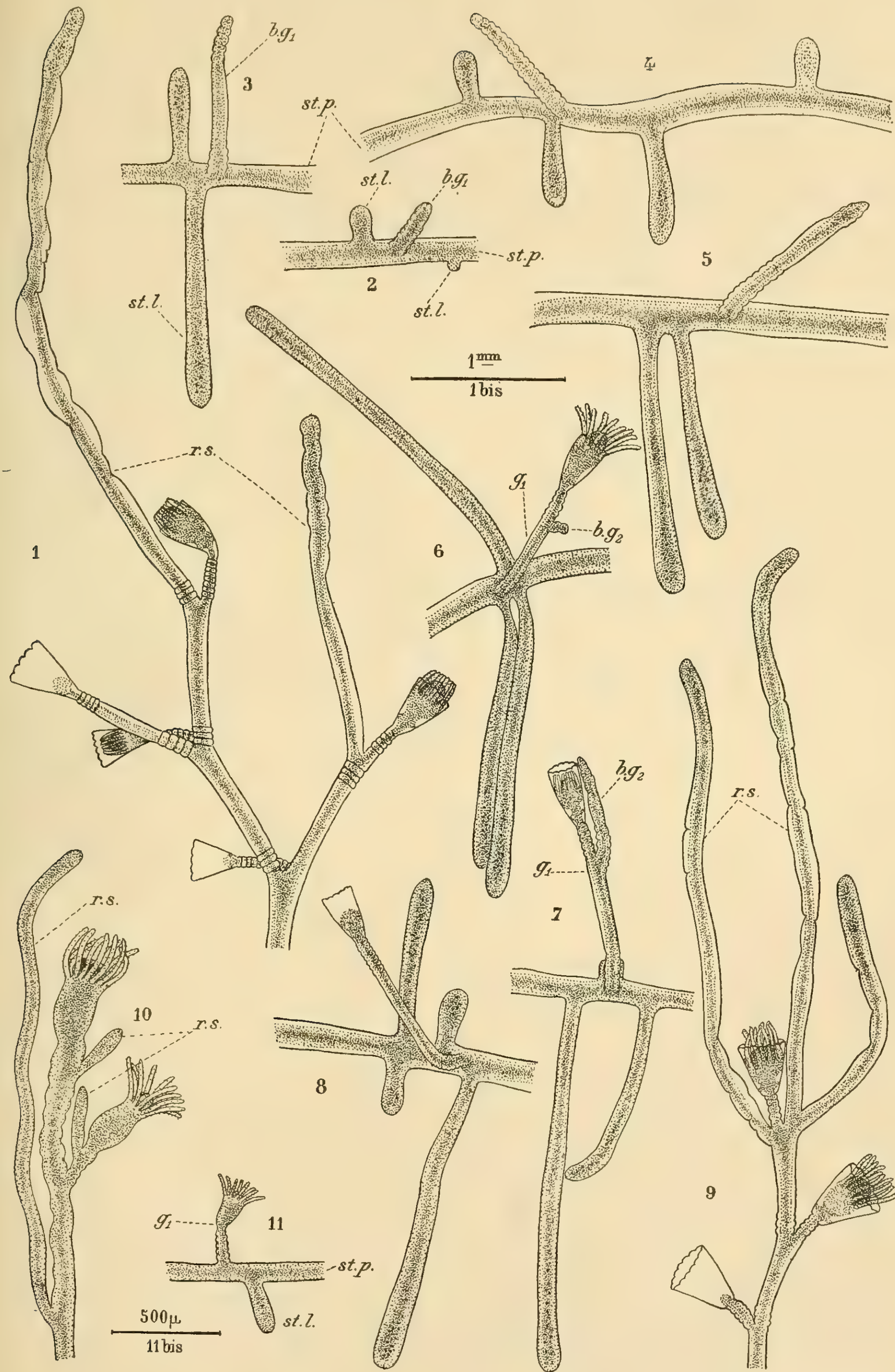
T

FIN DE LA TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

FIN DE LA TABLE DE LA HUITIÈME SÉRIE.

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

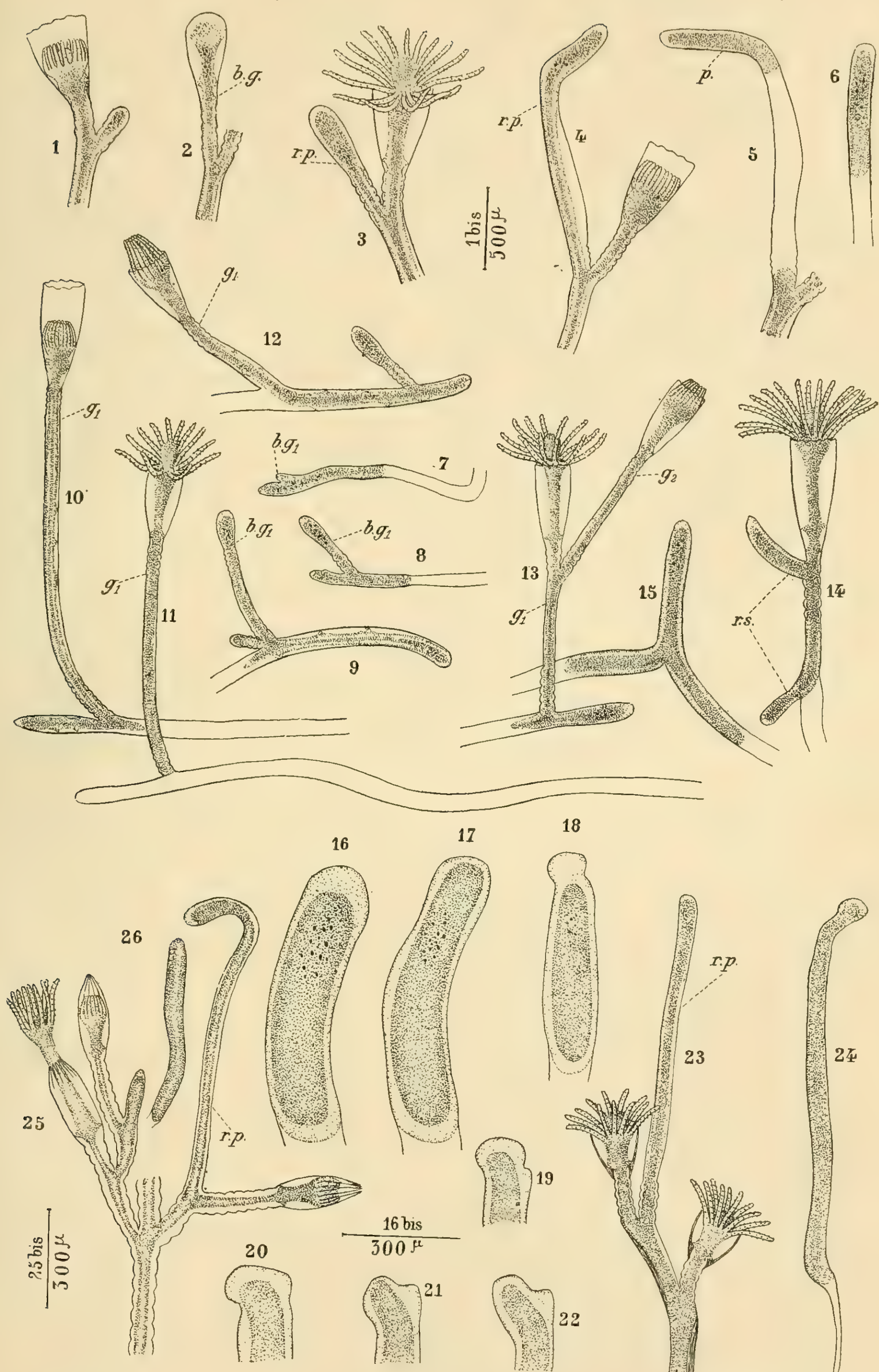


A. Billard et L. Devove del.

Masson et Cie. édit.

Stolonisation

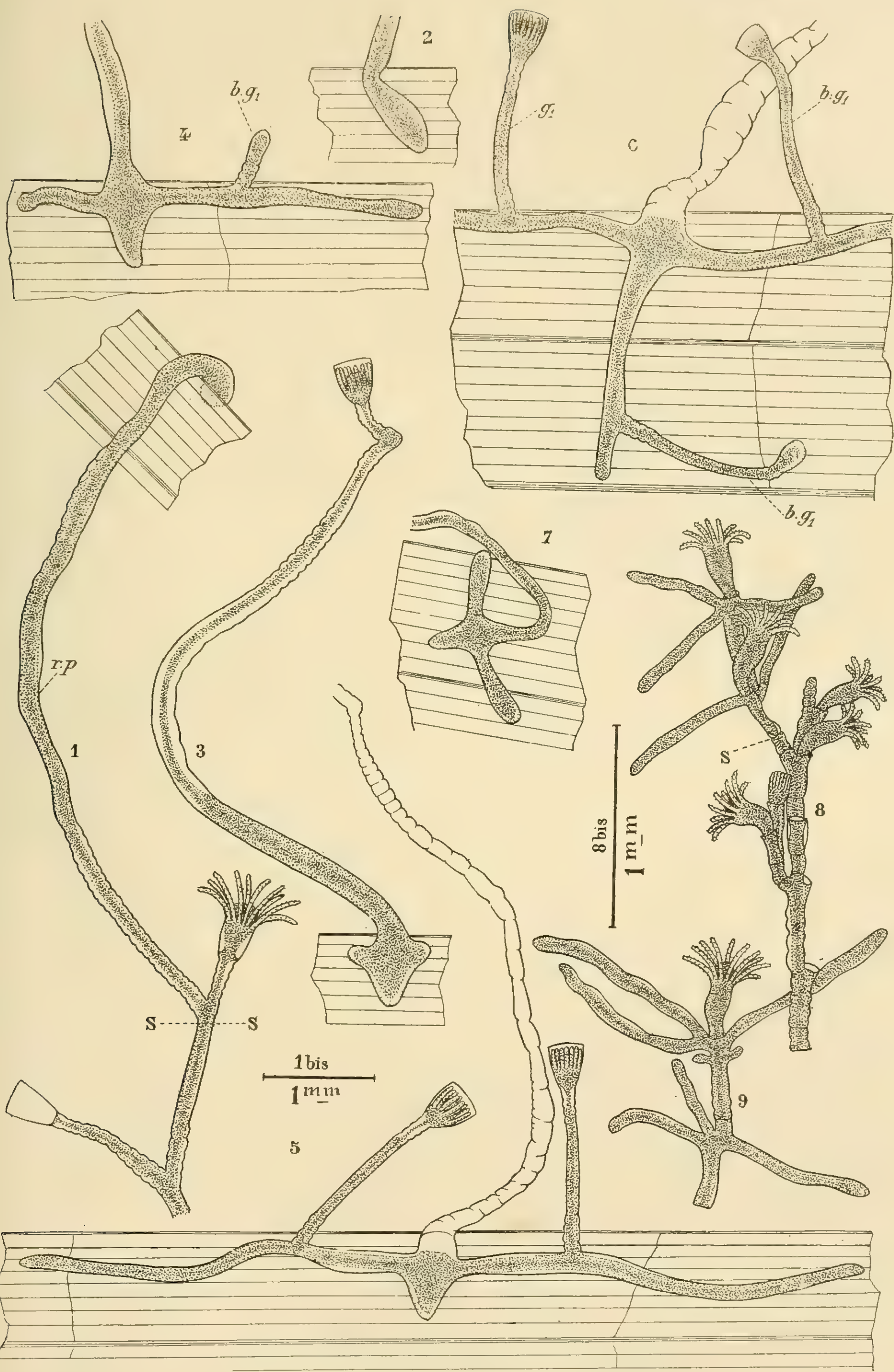
1-9, *Obelia dichotoma* L. — 10-11. *Bougainvillia ramosa* Bened.



A. Billard et L. Devove del. *Masson et Cie, édit.*

Scissiparité

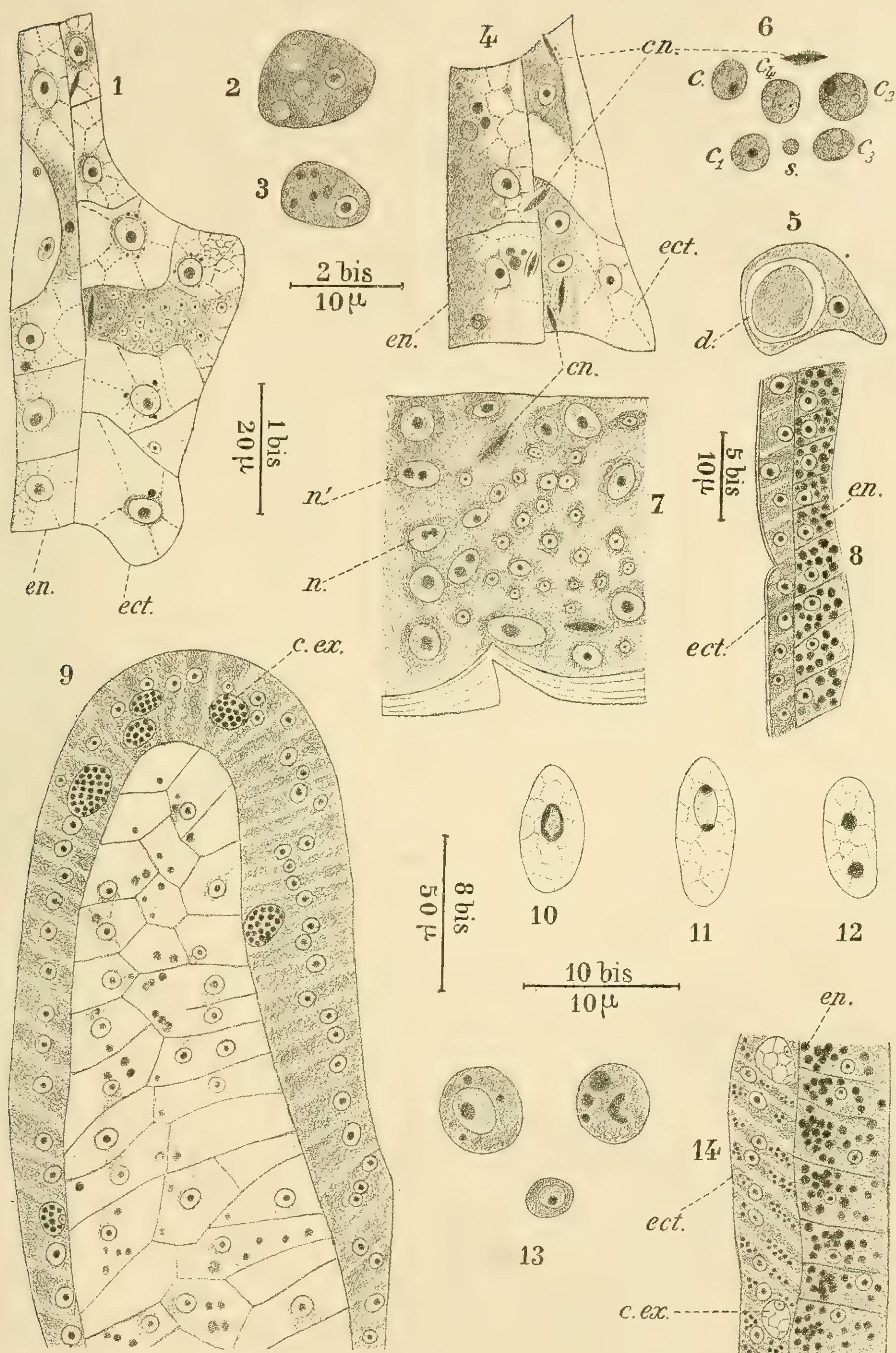
1-22, *Obelia longissima* Pall. — 23-24. *O. geniculata* L. — 25-26, *Leptoscyphus tenuis* Allm.



A. Billard et L. Devove del. Masson et Cie. édit.

Scissiparité

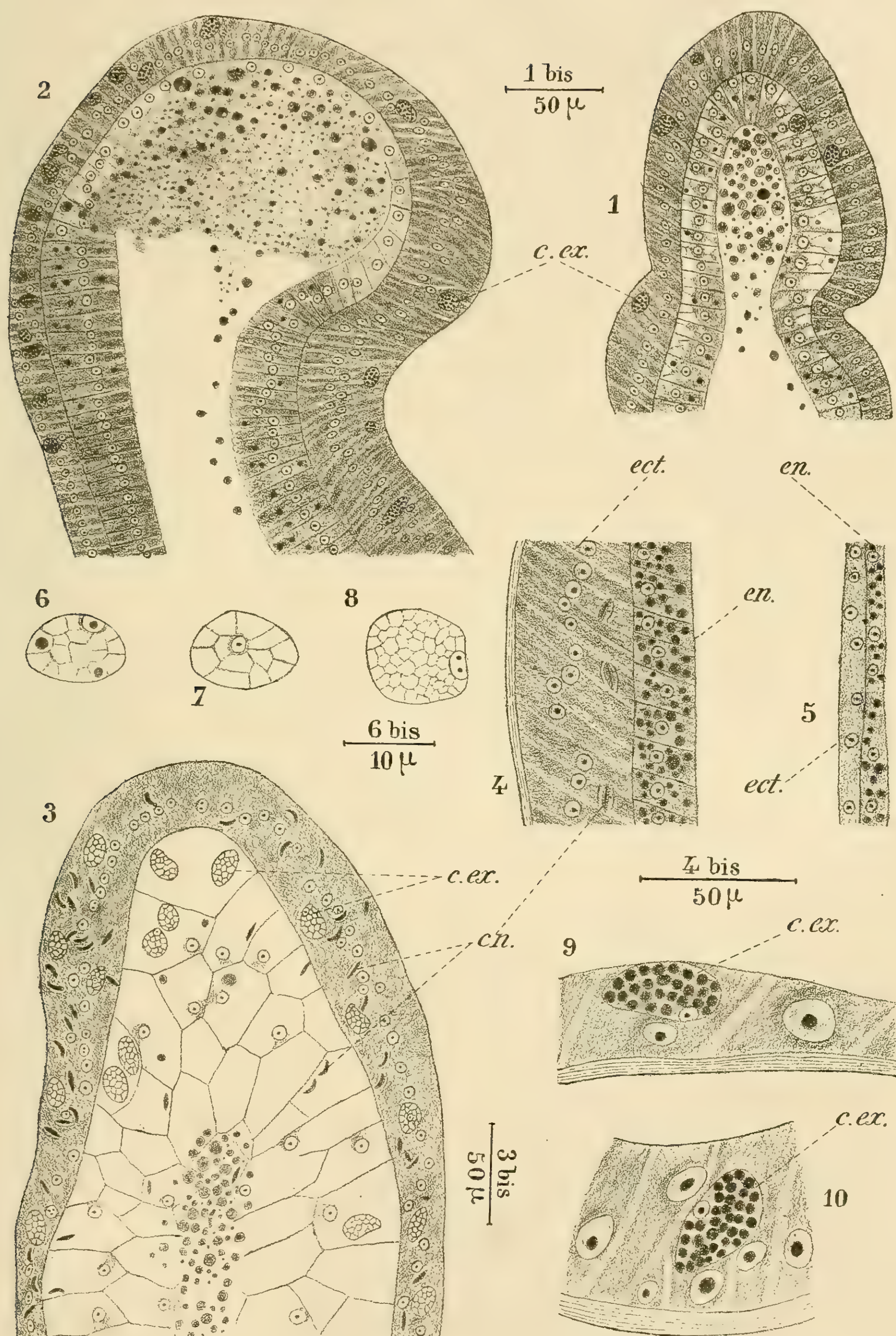
1-7, *Campanularia angulata* Hcks — 8-9, *Halecium sessile* Norm.



A. Billard del. Masson et Cie, édit.

Histologie des stolons et propagules

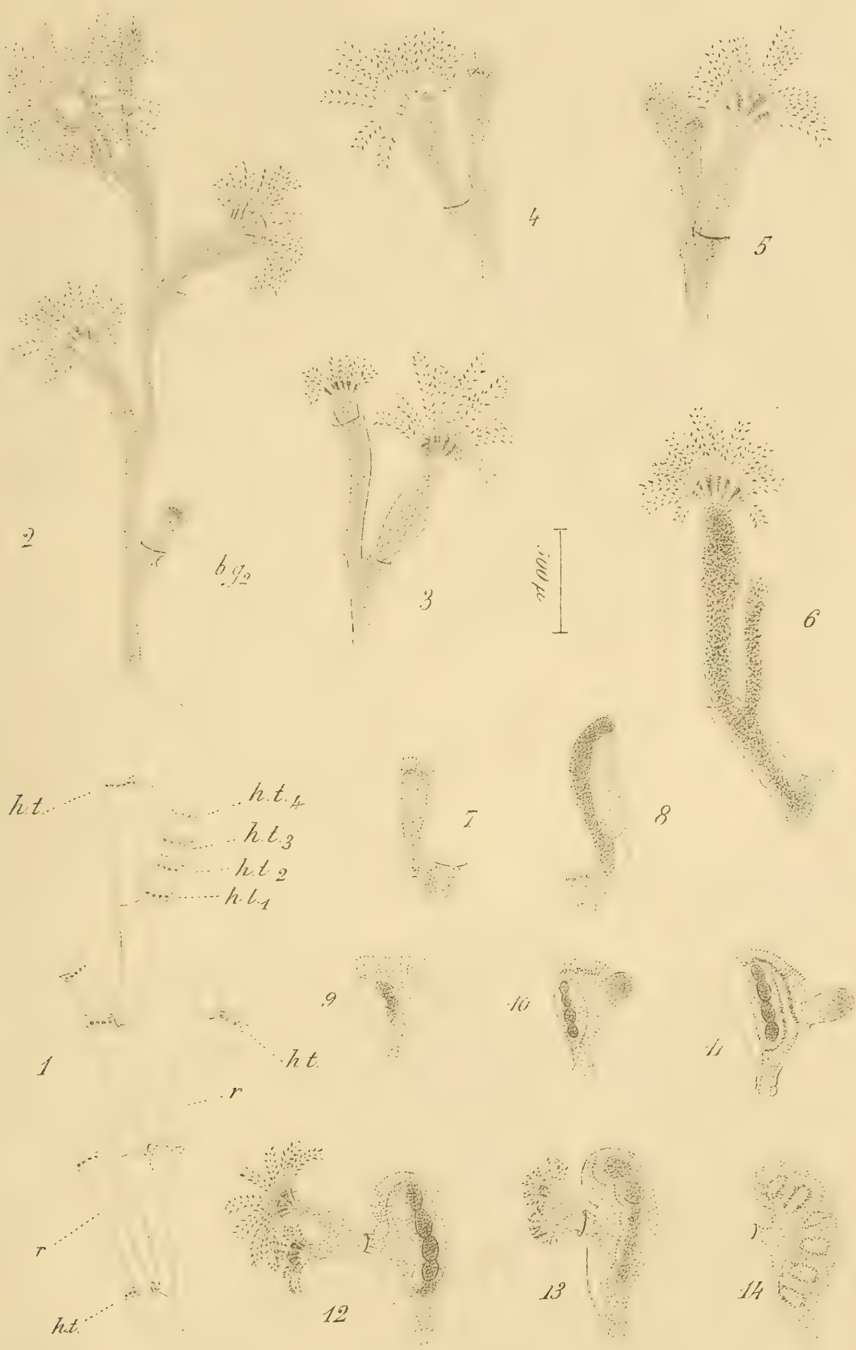
1-12, *Obelia dichotoma* L. — 13, *O. longissima* Pall. — 14, *O. geniculata* L.



A. Billard del. Masson et Cie, édit.

Histologie des stolons et propagules

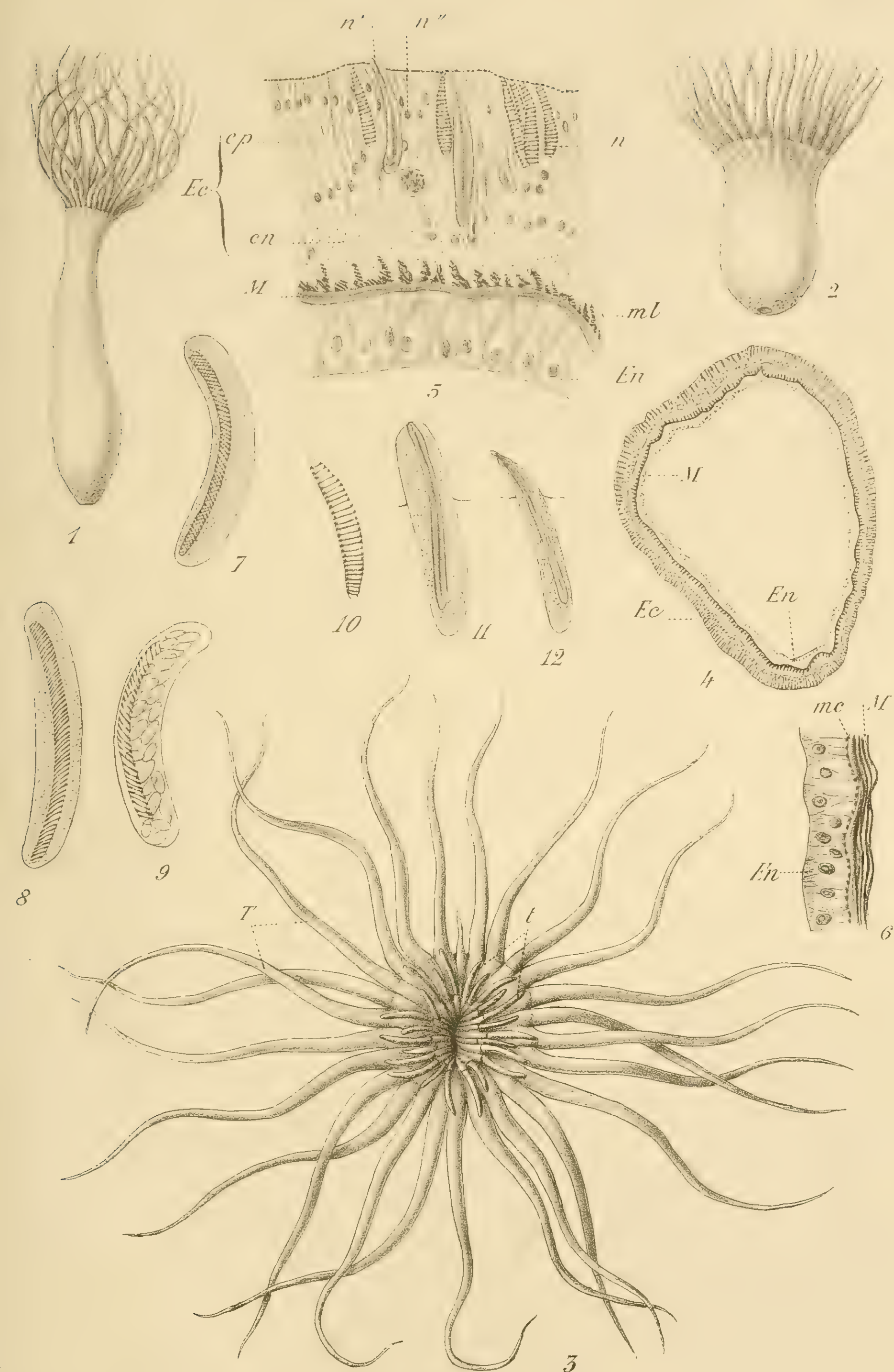
1, 2, 7, 10, *Campanularia angulata* Hcks. — 3, 8, *C. flexuosa* Hcks. — 4-5, *Sertularia pumila* L. — 6, 9, *Obelia dichotoma* L.



A. Billard, del. Masson et Cie, éditeurs Nicolet, lith.

Halecium sessile Norm.

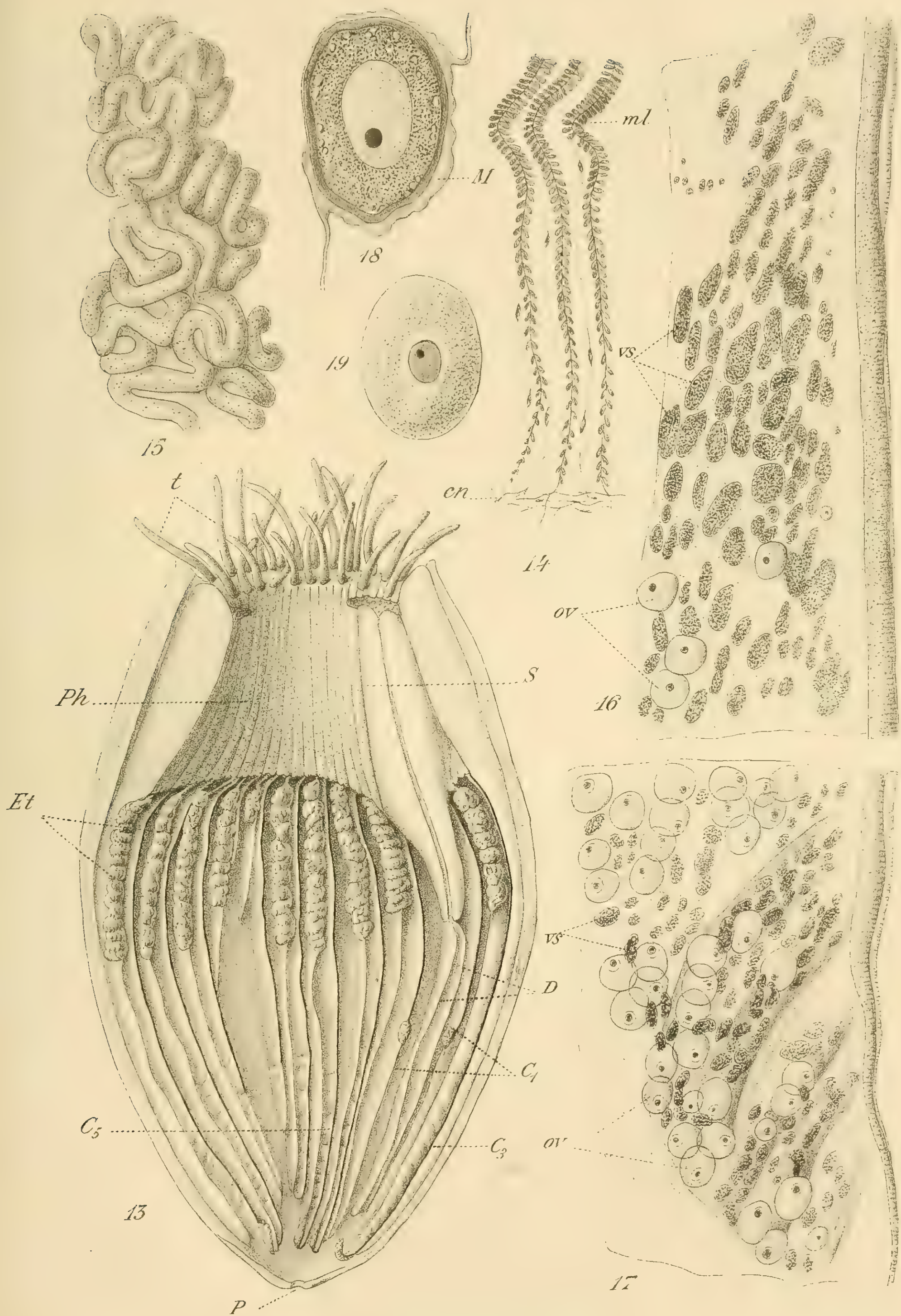
Imp. L. Lafontaine, Paris.



Ch. Gravier, del. Masson et Cie, éditeurs. Ch. Richard, lith.

Dactylactis Benedeni.

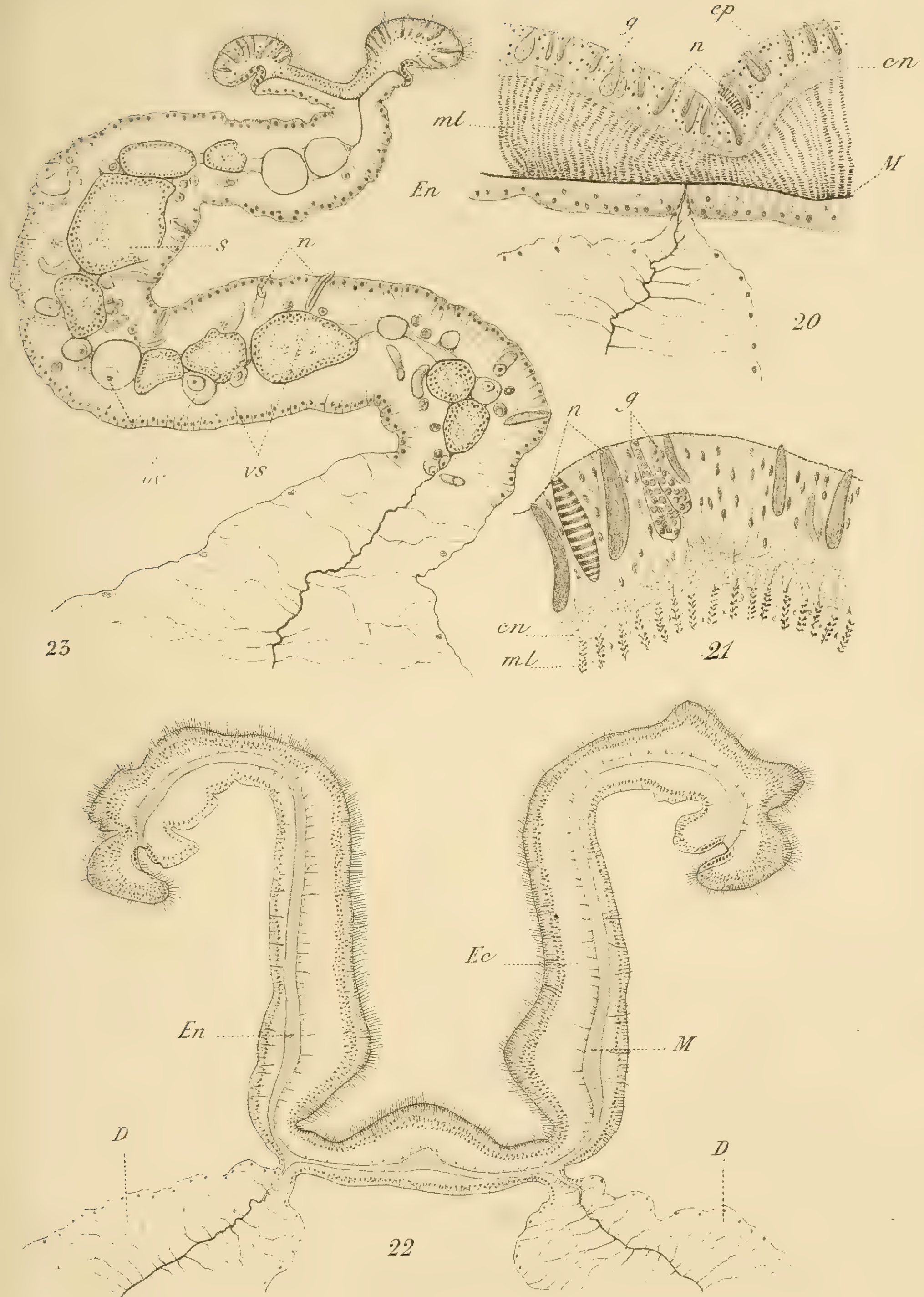
Imp. L. Lafontaine, Paris.



Ch. Gravier, del. Masson et Cie, éditeurs. Ch. Richard, lith.

Dactylactis Benedeni

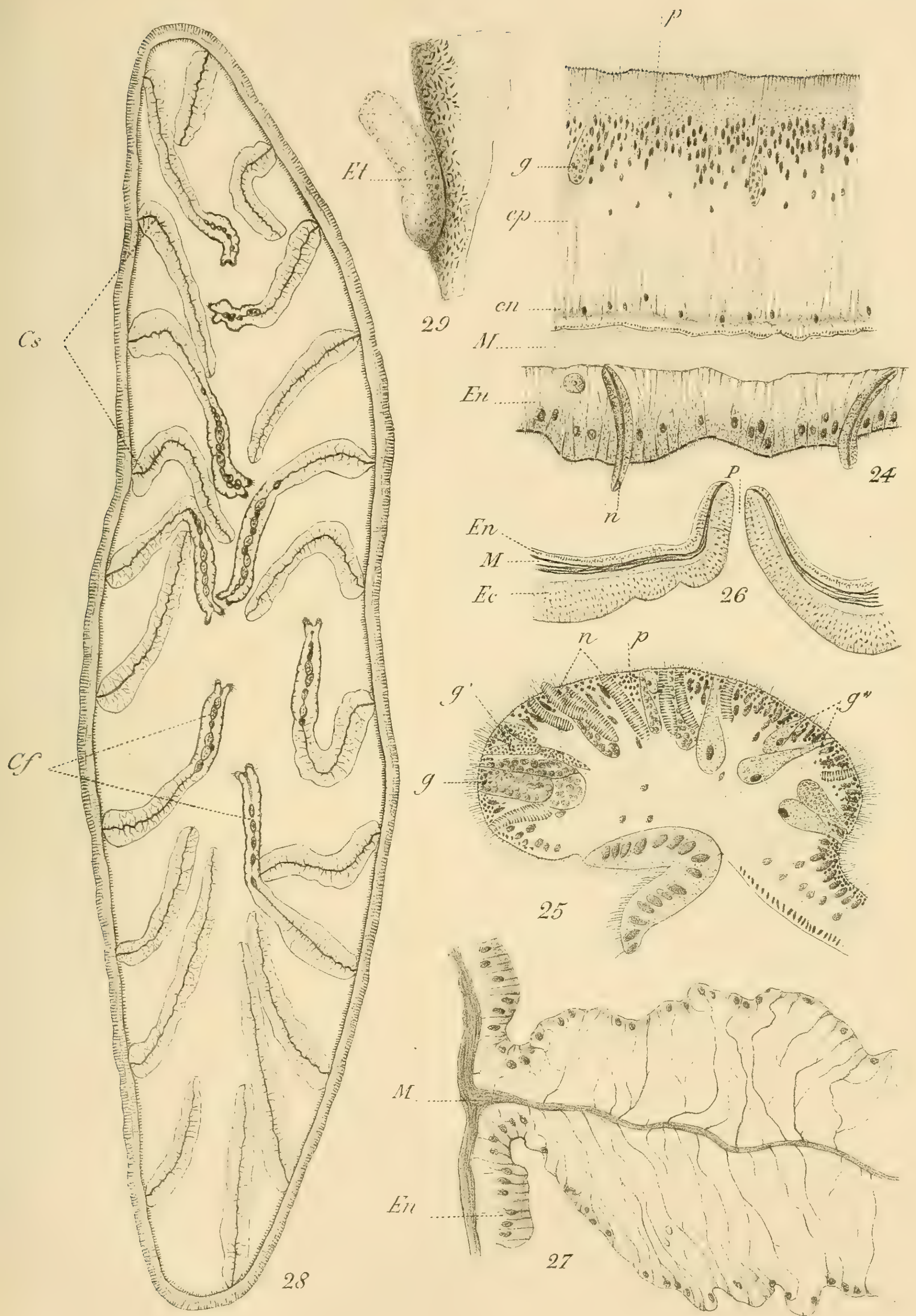
Imp. L. Lafontaine.



Ch. Gravier, del. Masson et Cie, Editeurs. Ch. Richard, lith.

Dactylactis Benedeni

Imp. L. Lafontaine, Paris



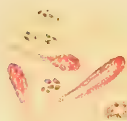
Ch. Gravier, del. Masson et Cie., Editeurs. Ch. Richard, lith.

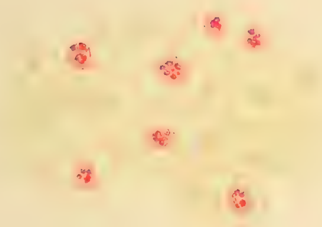
Dactylactis Benedeni

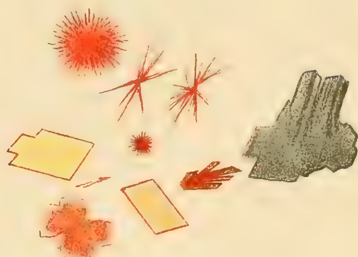
Imp. L. Lafontaine, Paris.



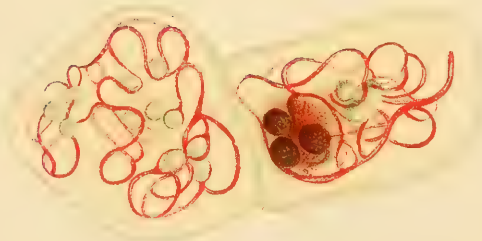




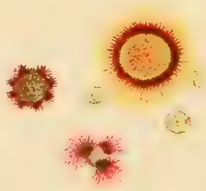






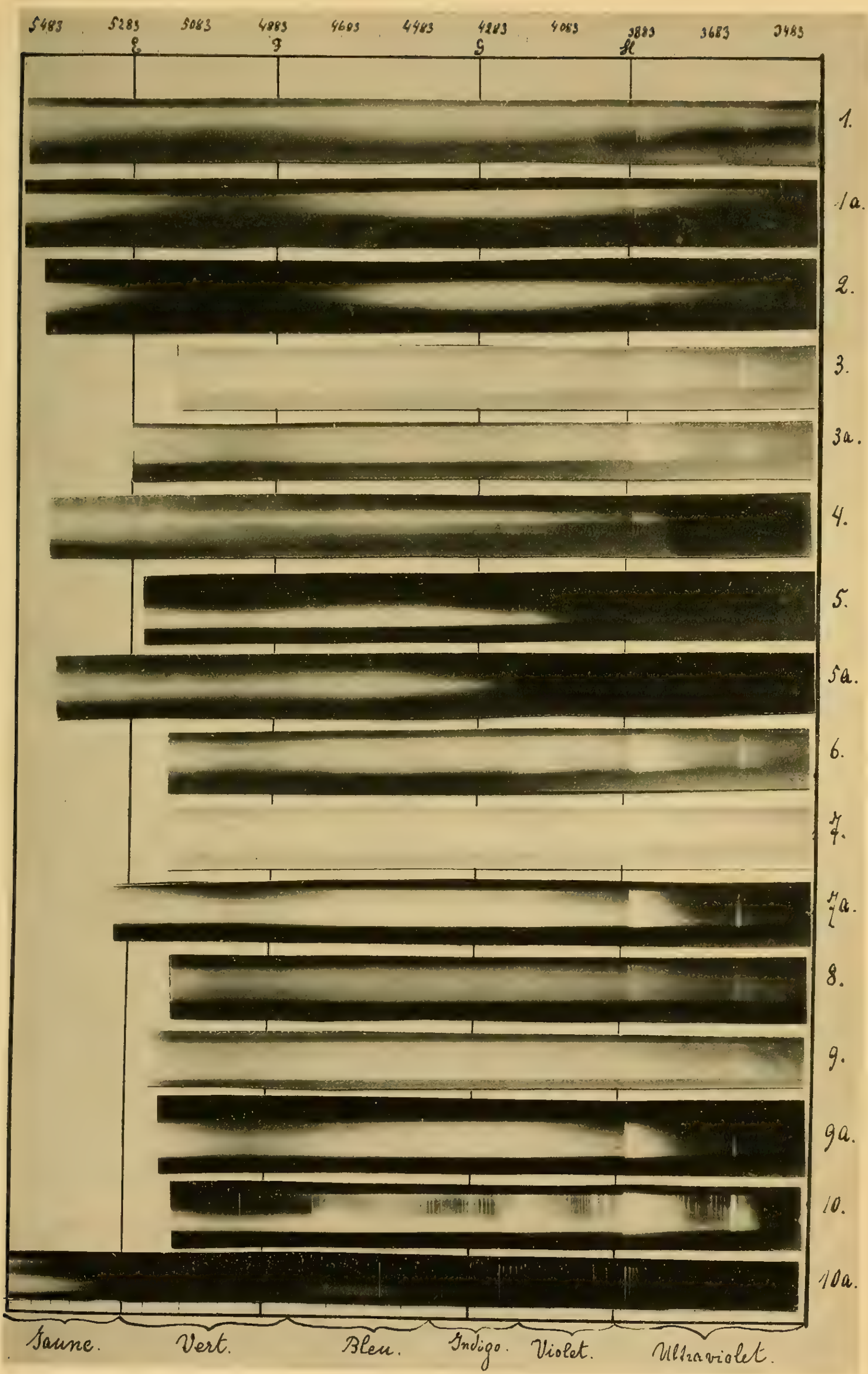






Ctesse von Linden, del. Imp. L. Lafontaine, Paris. Nicolet, lith.

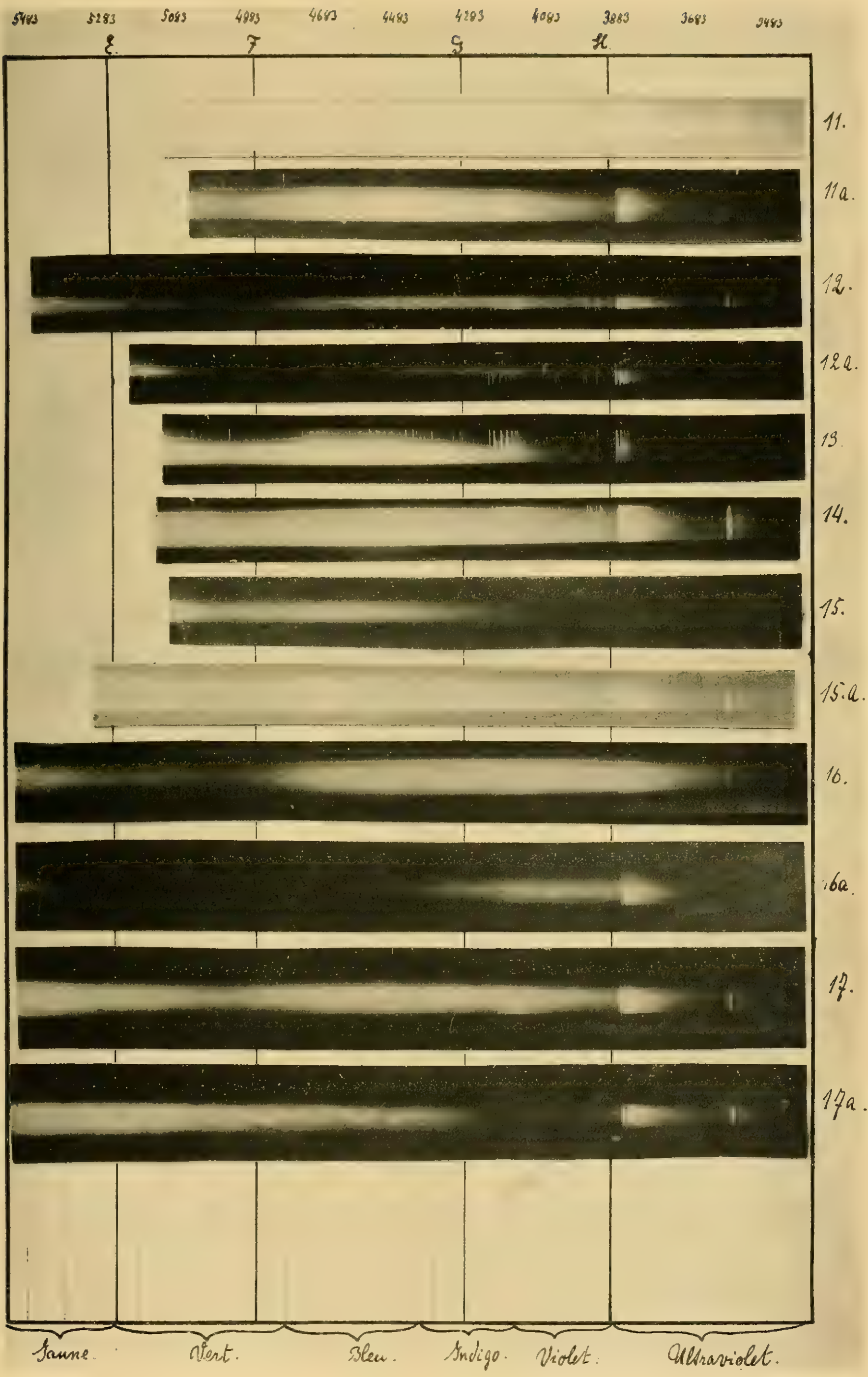
Masson et Cie, éditeurs.



Csse Von Linden, del.

Imp. Berthaud.

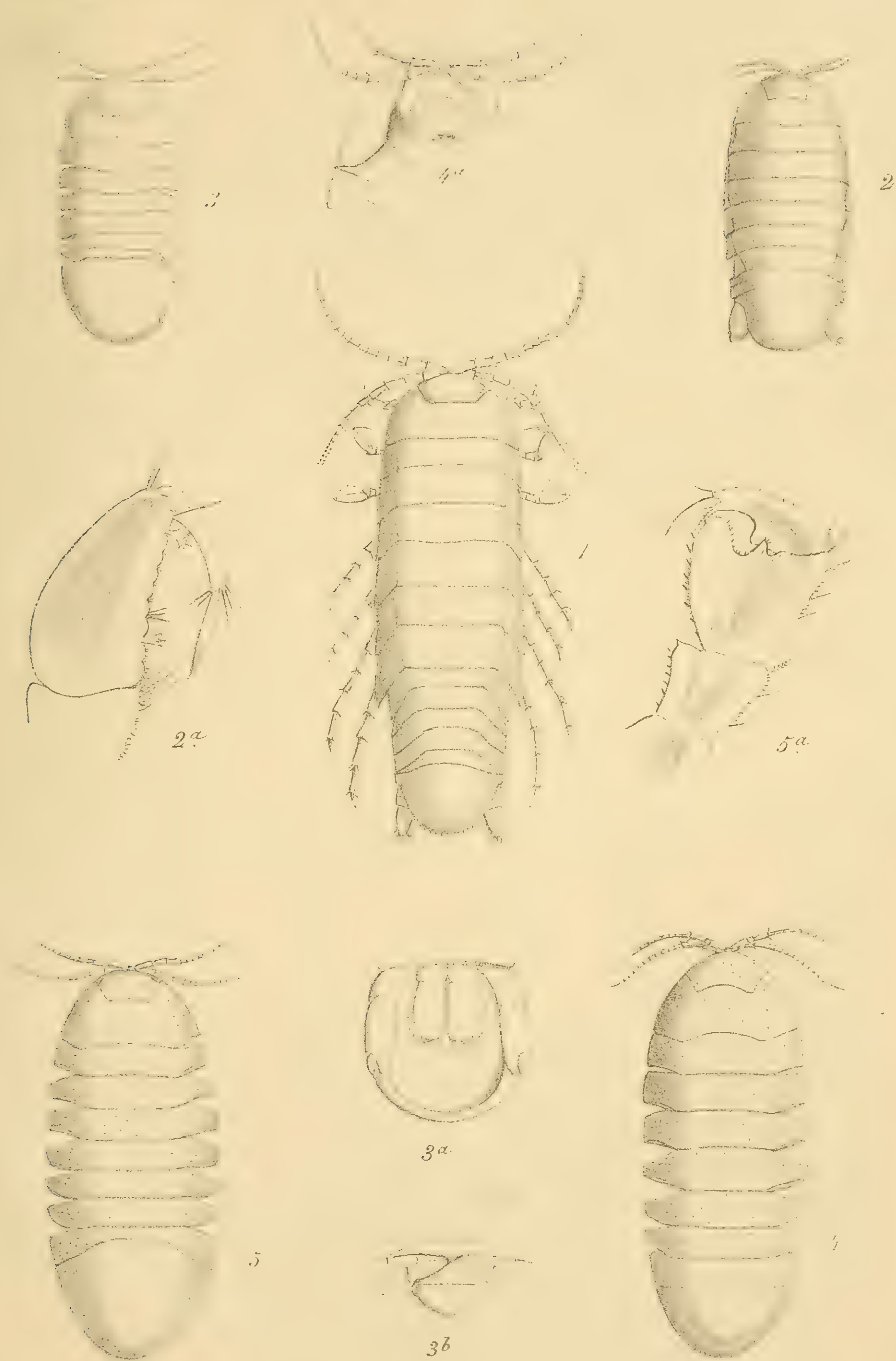
Masson & Cie, Éditeurs



Csse Von Linden, del.

Imp. Berthaud.

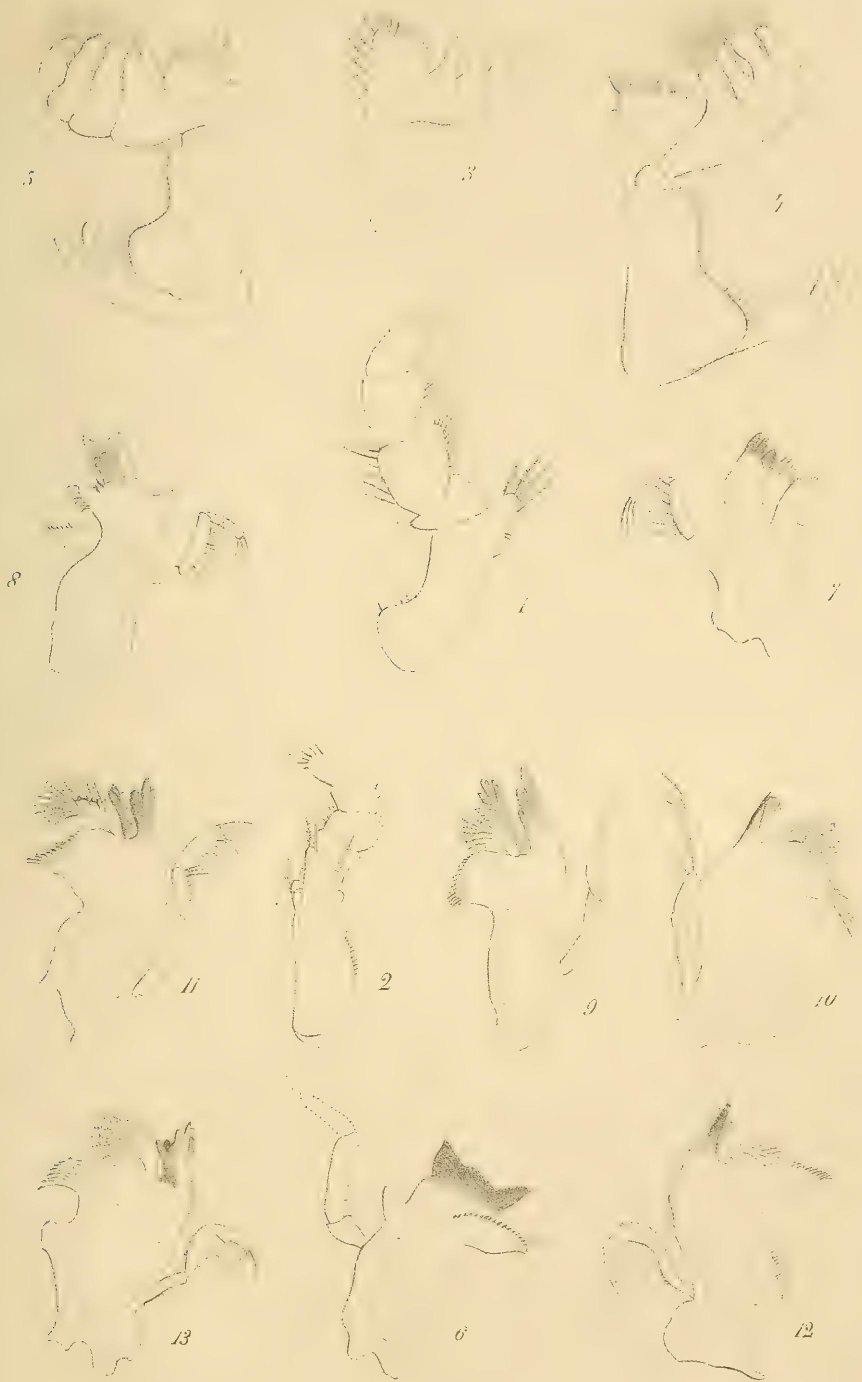
Masson & Cie, Éditeurs



Masson et Cie, éditeurs.

Nicolet, lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.



Masson et Cie, éditeurs. Nicolet, lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

79e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XX. Nos 1 et 2.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE
ET
PALÉONTOLOGIE

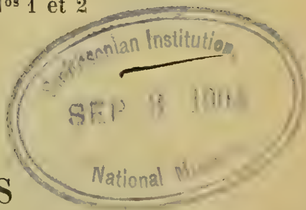
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XX. — Nos 1 et 2



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1904

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juillet 1904.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume...................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.............................		330 fr.

Sans compter les traités classiques de zoologie et d'anatomie comparée, ainsi que les ouvrages anciens, nous possédons des traités spéciaux récents, excellents ouvrages, mais écrits, pour la plupart, en anglais ou en allemand, ce qui est un inconvénient pour les jeunes entomologistes français, trop souvent ignorants des langues étrangères; de plus, ils sont presque tous incomplets; certaines parties, telles que celles relatives à la reproduction, à l'embryologie, aux métamorphoses, y étant exposées d'une manière insuffisante ou même n'y figurant pas du tout.



Fig. 395. — Développement d'un puceron vivipare (*Drepanosiphum platonoïdes*).

Ayant traité, à différentes reprises, dans son cours du Collège de France, de la reproduction et du développement des insectes, M. L. Félix Henneguy a pensé qu'il pourrait être utile de réunir en un volume un certain nombre de ses leçons, en y ajoutant quelques chapitres, dans lesquels seraient brièvement résumés les traits principaux de l'organisation des insectes, en insistant particulièrement sur les données récemment acquises, celles relatives à la structure des centres nerveux, par exemple. Ce volume constitue donc une sorte d'introduction aux études entomologiques et est, pour ainsi dire, le complément des traités de Kolbe et de Packard, dans lesquels les sujets développés spécialement par M. Henneguy font défaut ou sont très écourtés.

Les ouvrages généraux de zoologie et d'entomologie ne donnent que peu de renseignements sur la morphologie externe et interne des larves et des nymphes. M. Henneguy a comblé cette lacune en réunissant les données se rapportant à l'anatomie des formes larvaires qui sont disséminées dans des mémoires spéciaux. Il a résumé aussi ce qu'on sait relativement au phénomène de la mue, à l'influence de la nourriture et des agents physiques sur la couleur de la larve et de l'adulte,

ainsi que sur la détermination du sexe; de même pour les nymphes.

Dans les parties qui traitent de la reproduction et du développement, l'auteur s'est efforcé d'être au courant, aussi bien des travaux anciens que des recherches les plus récentes. Mais il ne suffit pas d'exposer les travaux des autres, il faut être à même de les juger et de les critiquer; chaque fois qu'il a pu se procurer les matériaux nécessaires, M. Henneguy a étudié les questions con-

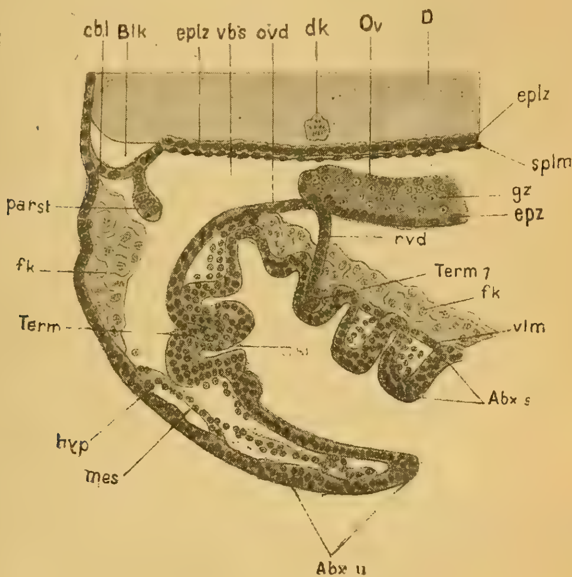


Fig. 358. — Coupe sagittale de la région postérieure d'un embryon femelle de Forficule, aussitôt après la fin de la Blastokinèse.

troversées, afin de pouvoir se faire et exprimer une opinion personnelle.

Le volume sur *les Insectes* s'adresse donc aussi bien aux spécialistes qu'à tous les naturalistes qui veulent être au courant des travaux les plus récents sur les modes de reproduction, le développement embryonnaire et les métamorphoses des insectes.

Voir au dos la table des matières de l'ouvrage.

Paris. — L. MARETHEUX, imprimeur, 1, rue Cassette. — 7715.

79e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XX. Nos 3 et 4.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XX. — Nos 3 et 4

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1904

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en octobre 1904.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SERIE (1885 à 1894). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..............................		330 fr.

79e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XX. Nos 5 et 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

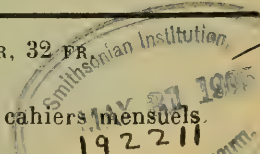
M. EDMOND PERRIER

TOME XX. — Nos 5 et 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1904

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en avril 1905.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.



Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15 fr.**

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections :

Première série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième serie (1885 à 1894,.	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Géologie, 22 volumes...........................		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Corbeil. — Imprimerie Éd. Crété.

Paris. — L. Maretheux, imprimeur, 1, rue Cassette — 8908.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Corbeil. — Imprimerie Éd. Crété.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE, 120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (6e)

Vient de paraître

LES INSECTES

MORPHOLOGIE — REPRODUCTION EMBRYOGÉNIE

PAR

L.-F. HENNEGUY
Professeur d'Embryogénie comparée au Collège de France.

LEÇONS RECUEILLIES

par A. LECAILLON et J. POIRAULT
Docteurs ès Sciences.

1 volume grand in-8° avec 622 figures en noir et 4 planches en couleurs hors texte . . . . . . **30** *fr.*

Les ouvrages dans lesquels les débutants en entomologie peuvent puiser les premières notions générales indispensables à la connaissance de la constitution des Insectes, bien que nombreux, sont pour la plupart déjà anciens et écrits en langues étrangères. De plus, ils sont presque tous incomplets, certaines parties y étant exposées d'une manière insuffisante ou même n'y figurant pas du tout.

M. le professeur Henneguy, ayant traité à différentes reprises, dans son cours du Collège de France, de la reproduction et du développement des Insectes, a pensé qu'il pourrait être utile de réunir en un volume un certain nombre de ses leçons en y ajoutant quelques chapitres dans lesquels seraient brièvement résumés les traits principaux de l'organisation des Insectes.

Ce volume constitue donc, comme les ouvrages de Lacordaire, de Kolbe et de Packard, une introduction aux études entomologiques. Il s'adresse aussi bien aux spécialistes qu'à tous les naturalistes qui veulent être au courant des travaux les plus récents sur les modes de reproduction, le développement embryonnaire et les métamorphoses des Insectes.

Après avoir, dans les quatre premiers chapitres, résumé l'état de nos connaissances sur la morphologie externe et interne des Insectes, l'auteur expose successivement les caractères sexuels secondaires : le dimorphisme, le polymorphisme, les divers modes de reproduction pathénogenésique, l'accouplement, la ponte des œufs, la formation de l'embryon et l'organogenèse, puis le développement post-embryonnaire, comprenant l'étude des larves, des nymphes et des phénomènes intimes de la métamorphose, histolyse et histogenèse. Les deux derniers chapitres sont consacrés à l'ovogenèse et à la supermatogenèse.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 1149